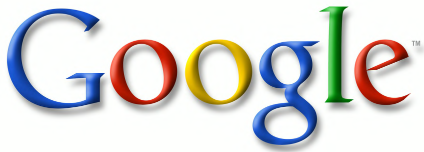
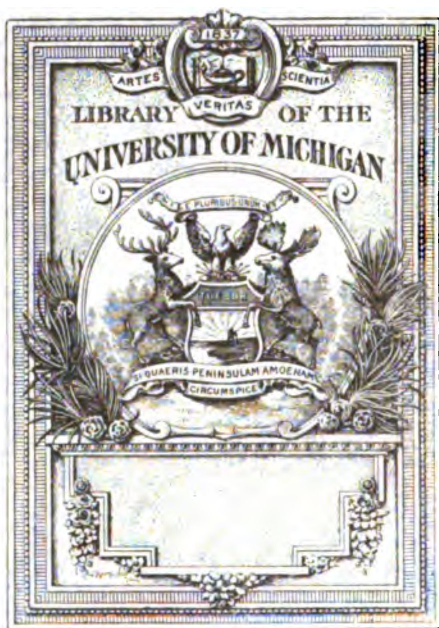
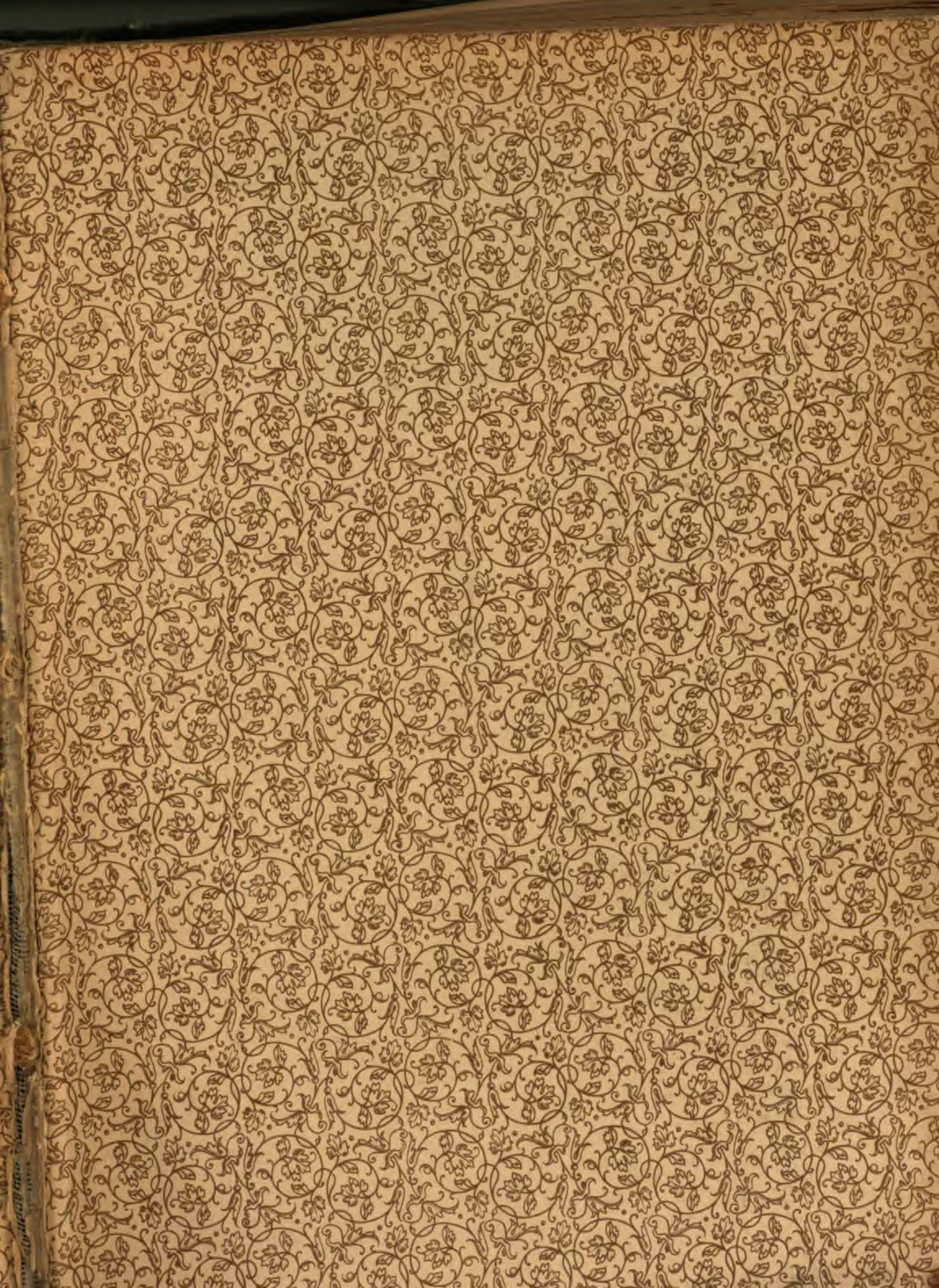

Google



1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE





Dr. Richard Hertwig

Meisenbach Riffarth & Co, Berlin. Verlag von Gustav Fischer in Jena

FESTSCHRIFT

ZUM

SECHZIGSTEN GEBURTSTAG

RICHARD HERTWIGS

(MÜNCHEN)

GEBOREN DEN 23. SEPTEMBER 1850
ZU FRIEDBERG I. H.

ZWEITER BAND:

ARBEITEN MORPHOLOGISCHEN, BIOLOGISCHEN UND DESZENDENZTHEORETISCHEN INHALTS

MIT 30 TAFELN UND 100 TEXTFIGUREN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

IHREM LIEBEN UND VEREHRTEN
LEHRER

GEWIDMET

VON SEINEN DANKBAREN SCHÜLERN

Inhaltsverzeichnis zu Band II.

Seite

I. SCHTSCHELKANOWZEW, J. P., Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System. Mit Tafel 1 und 5 Textfiguren . . . . 1—38

II. WAHL, BRUNO, Beiträge zur Kenntnis der Dalyelliiden und Umagilliden. Mit Tafel 2 und 1 Textfigur . . . . 39—60

III. KUSCHAKEWITSCH, SERGIUS, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Mit Tafel 3 bis 13 und 13 Textfiguren . . . . 61—224

IV. LEHRS, PHILIPP, Ueber eine Lacerta aus dem hohen Libanon (L. Frasii n. sp.) und andere Montanformen unter den Eidechsen. Mit Tafel 14 225—238

V. SASAKI, C., Life History of Schlechtendalia chinensis Jacob Bell (a Gall-producing Insect). With Plates 15 and 16 . . . . 239—252

VI. GOLDSCHMIDT, RICHARD, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. III. Teil. Mit Tafel 17—23 u. 29 Textfig. 253—354

VII. STECHE, O., Das Knospungsgesetz und der Bau der Anhangsgruppen von Physalia. Mit 10 Textfiguren . . . . 355—372

VIII. MARCUS, HARRY, Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. IV. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. II. Teil. Mit Tafel 24 und 25 und 39 Textfiguren . . . . 373—462

IX. SCHWANGART, Ueber die Traubenwickler (Conchylis ambiguella Hübn. und Polychrosis botrana Schiff) und ihre Bekämpfung, mit Berücksichtigung natürlicher Bekämpfungsfaktoren. Mit Tafel 26—28 . . . . 463—534

X. PLATE, L., Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Antrittsvorlesung bei Uebernahme der zoologischen Professur in Jena, gehalten am 15. Mai 1909. Mit Tafel 29 und 3 Textfiguren . . . . 535—610

XI. STROMER, ERNST, Ueber das Gebiß der Lepidosirenidae und die Verbreitung tertiärer Lungenfische. Mit Tafel 30 . . . . 611—624

I.

Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes.

Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System.

Von

Dr. J. P. Schtschelkanowzew,
ord. Professor der Zoologie an der kaiserlichen Universität Warschau.

Mit Tafel 1 und 5 Textfiguren.

In meinen früheren Arbeiten über den Bau von Chernes und Chelifer[1]) (SCHTSCHELKANOWZEW 1898 und 1903) blieb der Bau der männlichen Geschlechtsorgane dieser Tiere unerörtert. Jetzt will ich versuchen, diese Lücke auszufüllen, teils auf Grund meiner früheren Präparate, teils durch Ergänzung dessen, was ich schon früher geboten, durch neues Material, besonders zur Anatomie von Chelifer.

Ein Hinweis auf den Bau der männlichen Geschlechtsorgane der genannten zwei Formen findet sich schon bei MENGE (1855); aber es ist selbstverständlich, daß wir dank dem damaligen Stande der Technik und der allgemeinen Kenntnisse in der Anatomie der Gliederfüßer bei diesem Autor nur wenig Angaben finden. Nichtsdestoweniger ist die allgemeine Form der Hoden von Chelifer von ihm schon richtig beschrieben und ebenso hat er schon die besonderen Anhänge der äußeren Teile der Geschlechtsorgane bei Chelifer gesehen, die in jüngster Zeit von WITH (1906) mit dem merkwürdigen Namen ram's-horn-shaped-bodies belegt wurden.

Nach MENGE gab eine sehr genaue Beschreibung der uns interessierenden Organe — hauptsächlich bei Chernes — KRONENBERG (1888). Von ihm wurde ganz richtig die äußere Form der beiden Samenleiter, der Hoden beschrieben und zum Teil eine der Wirklichkeit recht nahe kommende Beschreibung der verschiedenen Teile der äußeren Genitalanhänge gegeben, deren Bedeutung, wie wir weiter sehen werden, übrigens nicht vollkommen klar von ihm erfaßt worden war.

Diese äußeren Genitalien bestehen nach seiner Beschreibung aus einer muskulösen unpaaren Abteilung, in welche die Samenleiter münden und welche sich nach hinten in Gestalt einer gebogenen Chitinröhre fortsetzt, welche von einem ganzen System fester Teile gestützt und von Muskeln umgeben wird. Das Ende dieser Röhre (Ductus ejaculatorius) reicht bis zur äußeren Geschlechtsöffnung

1) Ich halte es nicht für möglich, diese beiden Gattungen zu vereinen, wie es jetzt die Mehrzahl der Autoren, SIMON folgend, tut, aus dem Grunde, den ich in allem folgenden darlege und in Rücksicht der Unterschiede des Baues der Verdauungsorgane und besonders der Atmungsorgane (die zweite Trachee), die von mir in den oben angeführten Arbeiten beschrieben worden sind.

und stellt ein Kopulationsorgan dar. Hier wollen wir vorausgreifend bemerken, daß von einem eigentlichen Kopulationsorgan bei unseren Tieren keine Rede sein kann. Weiter geht, nach KRONENBERGs Worten, dieses Ende des Ductus ejaculatorius durch einen besonderen Chitinring, der seitwärts mit besonderen hohlen Chitinspangen in Verbindung steht, die ihrerseits mit Chitinanhängen verbunden sind, welche die Tracheenstämme umfassen und an Tracheen erinnern. Wie wir weiter sehen werden, liegt die Sache bei weitem nicht ganz so. Was die äußere Oeffnung selbst anbelangt, wurde auf das Unrichtige der Beurteilung KRONENBERGs von mir schon in den obengenannten Arbeiten hingewiesen und eine Zurechtstellung gegeben.

Ferner hat KRONENBERG die Nebendrüsen richtig beschrieben, die zu den Geschlechtsorganen gehören, zu denen wir später zurückkehren werden.

Weit weniger Angaben finden wir bei ihm hinsichtlich des Baues der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer. Die von MENGE gesehenen Genitalanhänge beschreibt ebenso auch KRONENBERG, wobei, nach seiner Beobachtung, beim Kochen derselben in Kalilauge diese sich vorstülpen und nach außen vortreten; die eigentlichen äußeren Genitalorgane aber beschreibt er so unklar und ungenau, daß ich es nicht für nötig halte, mich bei seiner Beschreibung aufzuhalten. Das ist natürlich nur durch Mangel an Material für diese Form zu erklären, worauf auch KRONENBERG selbst hinweist.

Was den histologischen Bau der Hoden anbetrifft, sowie die Spermatozoen selbst, so bedarf die von KRONENBERG gegebene Beschreibung vom heutigen Gesichtspunkte aus natürlich einer vollständigen Durchsicht, doch werde ich diese Frage nur teilweise berühren, eine genaue Untersuchung der Spermatogenese unserer Tiere einer anderen Arbeit vorbehaltend.

Die späteren Autoren, welche die uns interessierenden Organe behandelten, SIMON (1879), BERNARD (1893), SUPINO (1899), WITH (1906) gaben zum Teil nur die Beschreibung des äußeren Aussehens der Geschlechtsregion, im allgemeinen aber fügen sie nichts Neues zu den Angaben KRONENBERGs hinzu, mit Ausnahme des letzten Autors, der eine Beschreibung besonderer Säcke im Innern des vierten Paares der Coxalglieder liefert, zu dem wir noch später zurückkommen werden. SUPINO aber wiederholt merkwürdigerweise die irrtümlichen Behauptungen MENGEs, als ob neben der Geschlechtsöffnung sich Spinndrüsen fänden. Auf diesen Irrtum hatte schon KRONENBERG hingewiesen und darnach hatte ich sowohl die Lage wie den Bau der Spinndrüsen und ihrer Ausführungsgänge genau klargelegt (SCHTSCHELKANOWZEW 1903).

Indem ich zur Darlegung meiner Beobachtungen übergehe, muß ich vor allem darauf hinweisen, daß die männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer (Lophochernes SIM.) sich als viel einfacher gebaut erweisen, als bei der Gattung

Chernes MENGE und — was besonders interessant erscheint — in dem Bau ihres Endteils als sehr nahestehend dem Bau der Geschlechtsorgane des Telyphonus erwiesen, der sehr genau in jüngster Zeit von TARNANI (1889 und 1904) beschrieben wurde; eine Bestätigung seiner Angaben in allen Hauptsachen finden wir auch bei BÖRNER (1904).

In Rücksicht hierauf beginne ich mit der Beschreibung der Geschlechtsorgane von Chelifer. Hierbei kann ich, soweit es sich nur um das äußere Aussehen der Hoden selbst und der Samenleiter handelt, die Beobachtungen MENGEs und KRONENBERGs nur voll bestätigen. Der Hoden von Chelifer hat die Gestalt eines langen, unpaaren Sackes, der unter den Verdauungsauswüchsen des Darmes in der Mittellinie des Abdomens liegt (Schema Textfig. 1).

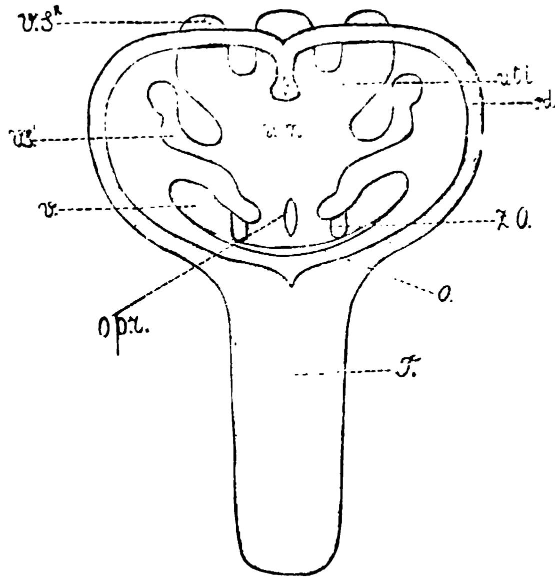


Fig. 1. Schema der Genitalorgane von Chelifer. (Buchstaben s. Tafelerklärung und Text.)

Im Vorderteil des Abdomens, annähernd im Gebiete des vierten Gliedes, teilt er sich in zwei Samenleiter, die seitwärts weit auseinander treten, sich nach oben erheben und so den ganzen Endapparat der Geschlechtsorgane umfassen, und in einen gemeinsamen kurzen Abteil sich vereinigend, sich in das Innere eines sackartigen Endabteils öffnen, am oberen Ende seiner Vorderwand, genau an der Stelle, wo die Eileiter des Weibchens, wie ich das 1898 beschrieben habe, in die Vagina einmünden. Somit kann dieser Endteil der männlichen Geschlechtsorgane, der außerdem auch in seinem Bau, wie wir gleich sehen werden, eine große Aehnlichkeit mit der weiblichen Vagina aufweist, mit vollem Recht auch mit der letzteren verglichen werden, was neuerdings auch für die Geschlechtsorgane der Thelyphonus von TARNANI (1889 und 1904), danach von BÖRNER (1904) geschehen ist. TARNANI nannte auch diesen Endteil, die gemeinsame Höhlung + Uterus masculinus. Ich meinerseits würde es für richtiger halten, ihn „männliche Vagina" zu nennen, aber in Rücksicht darauf, daß die erstere Bezeichnung schon ein gewisses Bürgerrecht erworben, da gleich nach TARNANI sie auch BÖRNER wiederholt, indem er nur die zwei Benennungen TARNANIs durch eine — uterus externus — ersetzt, werde auch ich hier diese Termina gebrauchen.

Somit will ich zuerst diesen sackförmigen Endteil beschreiben und die Art der Einmündung der Samenleiter in denselben bei Chelifer aufklären, wonach ich eine Schilderung derselben Teile bei Chernes gebe und nur hiernach kurz den Bau der Spermatozoiden selbst berühre.

Das Endteil der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer.

Die äußere Oeffnung der männlichen Geschlechtsorgane stellt, wie ich das schon früher beschrieben hatte, eine breite Querspalte dar, die zwischen dem zweiten und dritten Abdominalringe[1]) so gelegen ist, daß der vordere Genitaldeckel, wie auch bei Chernes, durch den Sterniten des zweiten, der hintere durch den des dritten Segments gebildet wird (SCHTSCHELKANOWZEW 1903a, Taf. 1, Fig. 8 oder Fig. 2, 1903b). Dabei ist der vordere Genitaldeckel des Männchens bedeutend kleiner als beim Weibchen, dafür hat aber das letztere überhaupt keinen hinteren Genitaldeckel, und die Region der Sterniten des dritten Segments ist ganz durch den vorderen Deckel bedeckt. Beide Deckel waren für Chernes von mir schon in den oben genannten Arbeiten beschrieben worden; bei Chelifer besteht ein Unterschied nur darin, daß hier der vordere Genitaldeckel viel weniger entwickelt ist als bei Chernes. Außerdem ist auch die Entfernung zwischen der Genitalöffnung und den Coxae des vierten Beinpaares bei Chelifer geringer, so daß die Geschlechtsorgane scheinbar nach vorn gerückt sind. Die Geschlechtsöffnung führt nicht unmittelbar in jene Abteilung, in welche die Samenleiter münden, sondern in ein besonders großes Vestibulum, das von dem ersteren Raum durch eine Falte getrennt ist und in dem sich die beiden rätselhaften, tracheenförmigen, dunkeln Organe befinden, die schon MENGE sah (Taf. 1, Fig. 3, 4, 5 und das Schema *v*).

Dieser Raum ist sehr breit und reicht an den Seiten des Abdomens viel weiter als der danach folgende Abteil — Uterus masculinus. Nach seiner Lage und sogar nach der allgemeinen Gestalt ist dieser Vorraum des Uterus masculinus sehr ähnlich dem Teile der Geschlechtsorgane von Thelyphonus, den TARNANI (1904) als gemeinsame Höhlung bezeichnete, weil in denselben bei Thelyphonus auch die Lungen münden. Die Wandungen des Vorraums werden von hellem, dünnem Chitin gebildet, das nur in der Mitte der hinteren Seite Verdickungen

1) Wie ich nachwies (1903a und 1903b) auf Grund des Baues der Larve von Chernes, des Baues der Extremitäten des erwachsenen Tieres und der Muskulatur des Cephalothorax, hat man alle Ursache, anzunehmen, daß bei den Chelonethi, wahrscheinlich aber auch bei allen Arachnoideen, zum Kopfe nur die vier vorderen Extremitätenpaare gehören, die beiden hinteren aber erscheinen als echte Brustfüße. Daher halte ich die alten Bezeichnungen Cephalothorax, Abdomen und Postabdomen für viel eher dem wahren Bau dieser Formen entsprechend; die von RAY-LANKASTER eingeführten Termini Pro-, Meso- und Metasoma klingen zwar sehr tiefsinnig, erscheinen meiner Ansicht nach aber dennoch überflüssig.

zeigt, gerade dort, wo in den Vorraum die Nebendrüsen münden (Taf. 1, Fig. 4 *pr*). (Siehe weiter unten.) Die Oeffnung dieser Drüsen hat die Gestalt einer vertikalen, spindelförmigen Spalte (Taf. 1, Fig. 9 *o.pr*), und sie wurde eben von KRONENBERG für die äußere Genitalöffnung bei Chernes (1888, Taf. 11 a, Fig. 39) beschrieben. An den Seiten der Stelle, wo die Nebendrüsen einmünden, gehen eben von dieser hinteren Wand des Vestibulum die obenerwähnten röhrenförmigen Organe MENGEs aus. Ich werde sie ZYLINDRISCHE ORGANE nennen, da sie zwei zylindrische Röhren vorstellen, die einfach als hohle Auswüchse der hinteren Wand des Vestibulum erscheinen (Taf. 1, Fig. 5 *z.o*). Ihre Hohlräume münden unmittelbar in den Körperraum und die Blutflüssigkeit mit den Blutzellen geht direkt aus letzterem in die ersteren. Die Wände sind aus einer dunklen Chitinhülle und dem Hypoderm aufgebaut. Die erstere ist, wenn das zylindrische Organ nach innen eingezogen wird, in äußerst dichte Falten zusammengelegt, die von außen das Aussehen eines Tracheen-Spiralfadens haben. In diesem Zustande hat das Hypoderm das Aussehen einer sehr dicken Schicht, an der man die Grenzen ihrer Zellen gar nicht unterscheiden kann und die Kerne an der Peripherie selbst liegen. Das Plasma hat auf den Präparaten ein stark faseriges Aussehen. Leider gelang es mir nicht, dieses Organ in ausgestrecktem Zustande zu beobachten, aber nach seinem Baue zu schließen und nach der oben angeführten Beobachtung KRONENBERGs und auf Grund des von MENGE gesehenen, der sogar Chelifer mit weitausgestreckten zylindrischen Organen abbildete, kann an der Erektionsfähigkeit dieses Organes nicht gezweifelt werden. Dabei wird die Erektion zweifellos durch Blutzufluß in dessen Hohlraum zuwege gebracht. Es gelang mir nicht, die Bedeutung des Organs durch direkte Beobachtung festzustellen. Der Befruchtungsakt selbst wurde von mir bei Chelifer nicht gesehen, aber bei Chernes beobachtete ich ihn viele Male und werde ihn weiter unten beschreiben; wobei ich auf die Klarstellung der möglichen Bedeutung der zylindrischen Organe bei Chelifer zurückkomme. Jetzt aber will ich die Aufmerksamkeit noch auf den interessanten Umstand lenken, der vielleicht von großer Wichtigkeit ist, daß die Stelle des Ausganges der zylindrischen Organe von den Seitenteilen der Hinterwand des Vestibulum genau der Stelle entspricht, wo bei Thelyphonus die Oeffnungen der Lungen liegen. Es ist möglich, daß wir somit den Schlüssel zur Erklärung der morphologischen Bedeutung der zylindrischen Organe haben, als veränderter und in ganz anderer Richtung entwickelter Atmungsorgane des zweiten Segments.

Der Uterus masculinus stellt die obere Abteilung des Endsackes der männlichen Geschlechtsorgane dar, der als Ganzes nichts anderes ist als eine innere Einstülpung der Bauchoberfläche des zweiten und wahrscheinlich auch des dritten Abdominalsegments. Diese Einstülpung ist, wie begreiflich, in ihrer ganzen

Ausdehnung mit Chitin ausgekleidet, das eine unmittelbare Fortsetzung des Chitins der äußeren Decke des Abdomens bildet, und ist von außen mit einer Schicht des Hypoderms bedeckt, die bedeutend verschieden an den verschiedenen Partien differenziert ist. Der ganze Sack ist im allgemeinen in der Richtung von vorn nach hinten etwas verengt und in dorsoventraler und Breiten-Richtung ausgezogen. Wir können an demselben zwei breite Wände, eine vordere und hintere, unterscheiden und zwei schmale Seitenränder (Taf. 1, Fig. 4, 3). Doch muß man hierbei bemerken, daß der obere Teil der vorderen Wand nach hinten gebogen ist und von dem unteren Teile bedeutend gesondert, und ebenso abgesondert und nach vorne gebogen ist der untere Teil der hinteren Wand, welcher die obere Wand des hinteren Genitaldeckels bildet, so daß auf dem Längsschnitt durch das ganze Tier der Längsschnitt des ganzen Sackes eine unregelmäßig viereckige Gestalt hat (Taf. 1, Fig. 4).

Aus dem Vestibulum führt in den Uterus masculinus eine enge Oeffnung, die durch eine Falte, welche von der vorderen und seitlichen Wand des Sackes ausgeht (Taf. 1, Fig. 4, 3 *v.f*), gebildet wird. Auf der Hinterwand fehlt eine solche Falte, dafür ist aber diese ganze Wand stark in den Innenraum des Sackes eingebogen.

Der obere Teil dieser Wand, welcher eben die hintere Wand des Uterus masculinus bildet, ist in seiner mittleren Partie sehr stark chitinisiert, wie man das auch an dem Längsschnitte sehen kann, wie auch am Flächenpräparat (Taf. 1, Fig. 4 und 1). Auf der Fig. 1 der Taf. 1 sehen wir, daß hier drei Verdickungen von eigentümlicher flügelförmiger Gestalt vorhanden sind. Die unterste von ihnen liegt am Rande der Oeffnung, die aus dem Vestibulum in den Uterus masculinus führt (Taf. 1, Fig. 1 *i.a*), die zweite ähnliche Verdickung liegt unmittelbar über der vorhergehenden (*m.a*). Diese Verdickung dient zur Befestigung eines Paares starker, schräger Muskeln, die mit dem anderen Ende am hinteren Rande des hinteren Genitaldeckels befestigt sind und bei ihrer Zusammenziehung, indem sie die hintere Wand des Uterus masculinus nach unten ziehen, offenbar den Raum des letzteren erweitern werden.

Nach ihrer Lage entsprechen diese Muskeln bei Thelyphonus am ehesten dem Paar von Muskeln, das BÖRNER (1904) mit No. 164 bezeichnete, mit dem Unterschiede, daß bei Chelifer diese Muskeln an die Wand des Uterus masculinus näher zur Mitte und etwas niedriger befestigt sind.

Ueber dem eben beschriebenem Chitinapodem befindet sich eine dritte charakteristische Verdickung in Form zweier Blättchen (Taf. 1, Fig. 1 *pt*), welche das untere eingebogene Ende der Rinne der oberen Wand darstellt, zu deren Beschreibung wir weiter unten übergehen.

An diese dritten flügelförmigen Apodeme sind zwei Muskel befestigt, die ganz den vorausgehenden gleichen, aber mit dem anderen Ende an dem Sterniten des vierten Abdominalgliedes befestigt sind. Bei Thelyphonus fehlen offenbar die entsprechenden Muskeln.

Weiter unten sind die Seitenwinkel der beschriebenen hinteren Wand mit der oberen Wand der zylindrischen Organe mit Hilfe dicker Chitinquerbalken verbunden, die auch die Hauptstütze der genannten Gebilde vorstellen, da beim Abreißen des Uterus masculinus von dem Genitaldeckel die zylindrischen Organe in Verbindung mit dem Uterus masculinus bleiben (Taf. 1, Fig. 1). Ueber diesen Chitinbalken geht von den Seitenwänden des Uterus masculinus jederseits eine große sackförmige Erweiterung aus (Taf. 1, Fig. 2, 5, 6 *v.s*[1]). Diese Erweiterungen sind am besten bei der Betrachtung der Genitalorgane von oben zu sehen (Taf. 1, Fig. 2 *v.s*[1]). Beide Erweiterungen erstrecken sich längs den Seitenwänden des Uterus masculinus nach vorne und enden nicht ganz vor dessen Vorderwand. Obwohl sie mit einem schmalen aber langen Spalt beginnen, bilden sie in ihrer Fortsetzung zwei Auftreibungen, eine an der Basis, die andere am Ende. Das Chitin, das sie in der Region der Endauftreibung auskleidet, ist bedeutend verdickt. Ihrer Lage nach entsprechen sie vollkommen den paarigen Samenblasen von Thelyphonus.

Da bei Chelifer höher, von den vorderen oberen Winkeln, noch zwei Ausstülpungen ausgehen, denen man gar keine andere Bedeutung zuschreiben kann, als daß sie Räume zur Aufbewahrung des Samens bilden, so werde ich das erste Paar Ausstülpungen als untere, Vesiculae seminales inferiores — die oberen Ausstülpungen aber als Vesiculae seminales superiores bezeichnen (Taf. 1, Fig. 2 *v.s*[2]). Die letzteren gehen von der oberen Wand des Uterus masculinus symmetrisch an den Seiten der Mittelrinne der oberen Wand, was besonders an Querschnitten durch das Abdomen von Chelifer gut zu sehen ist (Taf. 1, Fig. 3 *v.s*[2]). Die beiden oberen Samenblasen haben die Form breiter Auswüchse, deren Enden spiralig, hornartig eingebogen sind. Ihr Chitin ist vortretend, noch dicker als dasjenige der hinteren Ausstülpungen und ist innen mit zahlreichen Dornen bekleidet, zwischen denen, wie es scheint, Massen von Spermatozoiden festgehalten werden. Uebrigens waren auf meinen Präparaten im Innern der beiden Auswuchspaare und im Innern des Uterus masculinus solche nicht vorhanden. Da sie aber in genügender Menge im Raume der Samenleiter und an der Stelle der Einmündung der letzteren in den Uterus masculinus sich fanden, so glaube ich, daß die Männchen von Chelifer aus letzterem und seinen Nebenräumen die Spermatozoiden in den Todeszuckungen bei der Konservierung auswerfen.

Gerade zwischen den oberen und unteren Ausstülpungen befinden sich an

den Seitenwänden des Uterus masculinus zu beiden Seiten Chitinverdickungen, welche die Basis der unteren Ausstülpungen umfassen. An diese Verdickungen sind die dorsoventralen Muskeln des dritten Abdominalgliedes und die schrägen Muskeln, die nach vorne an die Seiten des vorderen Genitaldeckels gehen (Taf. 1, Fig. 3) befestigt. Die ersteren entsprechen zweifellos den Muskeln No. 93 von Thelyphonus nach der Bezeichnung von BÖRNER, natürlich mit dem Unterschiede, daß bei Thelyphonus sie an die Apodemen des sehr großen Vestibulum (*d. h.* bei BÖRNER – gemeinsame Höhlung bei TARNANI) befestigt sind, während das bei Chelifer direkt an die Wände des Uterus masculinus geschieht. Das zweite Paar entspricht am ehesten No. 163 von Thelyphonus nach BÖRNERs Bezeichnung.

Die Bedeutung dieser Muskeln liegt offenbar darin, daß sie den Raum des Uterus masculinus erweitern helfen.

Die obere Wand des Uterus masculinus. Der übrige Teil dieser Wand, der nicht von den oben beschriebenen Ausstülpungen eingenommen ist, ist scheinbar aus weicherem hellen Chitin gebildet. Nur an den Rändern ist sie von dunklem Chitin umrahmt, und der Länge nach, in ihrer Mitte, geht der wichtigste Teil des Uterus masculinus, die Rinne, welche von einem eigentümlich gebauten dicken Skelett von Platten gestützt wird (Taf. 1, Fig. 2, 3, 4 *r*). Diese Rinne, die am besten auf Querschnitten zu sehen ist (Fig. 3), zieht sich längs dem hinteren Teil der oberen Wand hin und biegt sich, wie wir schon sahen, zur hinteren Wand um (Taf. 1, Fig. 1). Annähernd in der Mitte der oberen Wand bildet diese Rinne oben eine Erweiterung, gleichsam eine Auftreibung, die aber schon außerhalb des Uterus masculinus liegt (Taf. 1, Fig. 3 *ut.i*). In diese Erweiterung münden beide Samenleiter (siehe das Schema), so daß sie das unpaare Endstück der letzteren darstellt und offenbar dem Teil der Genitalorgane von Thelyphonus entspricht, den BÖRNER (1904) Uterus internus nannte. Wir wollen für ihn diese Bezeichnung beibehalten.

Ehe ich zu dessen Beschreibung übergehe, wollen wir den Bau des Chitinskeletts der Rinne untersuchen, von letzterer aber im voraus bemerken, daß sie in der beschriebenen Partie eigentlich eine Spalte darstellt, die aus dem Uterus internus in den Uterus masculinus führt. Zu den Seiten dieser Spalte (Fig. 3) liegen zwei Chitinplatten. Die Gestalt dieser Platten ist auf Fig. 2 der Taf. 1 gut zu sehen, wo sie in situ, bei Ansicht des ganzen Uterus masculinus von oben, gegeben sind. Ebenso sehen wir sehr gut eine dieser Platten auf einem sehr gelungenen Längsschnitt (Taf. 1, Fig. 4), wo die Rinne und der Uterus internus gerade der Länge nach halbiert erscheinen. Auf diesen Zeichnungen sehen wir, daß beide Chitinplatten, in den Wänden der Rinne liegend, sich in der Mitte der Oberseite des Uterus masculinus hinziehen nach vorne, wo sie abgerundet ineinander übergehen, eine nach hinten gewandte Schleife bildend. Im hinteren

Teil der oberen Wand stehen beide Platten mit zwei Mittelplatten der hinteren Wand in Verbindung; diese letzteren, wie wir sahen, biegen sich an ihrem Ende in zwei blattförmige obere Apodemen um (Taf. 1, Fig. 1). So wird um die Spalte. die aus dem Uterus masculinus in den Uterus internus führt ein Chitinrahmen gebildet in Form eines stark in die Länge gezogenen Chitinringes, und wir haben hier wieder ein Beispiel überraschender Aehnlichkeit des Genitalendapparates von Chelifer und Thelyphonus.

Außerdem dient der vordere Teil des beschriebenen Ringes, der ganz auf der oberen Wand des Uterus masculinus liegt, auch als Stütze für die Enden der beiden Samenleiter und den durch ihre Vereinigung entstandenen Uterus internus. Darum sind auch offenbar das vordere und hintere Ende dieses Teiles des Ringes in die Höhe gerichtet und umgebogen. Die vordere Umbiegung des Ringes ist auf der Zeichnung des Flächenpräparates deutlich zu sehen (Taf. 1, Fig. 2), und zu besserem Verständnis habe ich sie mit Punkten gezeichnet, auch auf der Zeichnung des Schnittes (Fig. 4); in Wirklichkeit war die ganze vordere Schleife abgeschnitten und befand sich ganz auf dem nächsten Schnitte, was wohl von der etwas schrägen Richtung des Längsschnittes herrühren möchte. Diese Schrägrichtung ist auf dem Schnitt der Nebendrüsen bemerkbar, jedenfalls war sie aber sehr unbedeutend, da die obere und hintere Wand des Uterus masculinus ganz regelmäßig in der mittleren Linie durchschnitten sind. Die hintere Umbiegung des Ringes umfaßt den Uterus internus von hinten und oben in Gestalt zweier Hörnchen, die auf dem Querschnitt deutlich zu sehen sind (Taf. 1, Fig. 3), und zwar über dem Schnitt des Uterus internus. Von diesen Hörnchen gehen zwei Paar Muskeln aus, von denen das eine, das kurze (Taf. 1, Fig. 3) an die Verdickungen der Seitenwände der oberen Samenblasen befestigt ist, das andere, lange, geht weiter nach unten und hinten, bis zum hinteren Rande des Genitaldeckels. Indem sie sich zusammenziehen, werden diese Muskeln jedenfalls den zwischen ihnen liegenden Uterus internus zusammendrücken und das Sperma aus ihm in den Uterus masculinus pressen.

Das kurze Paar der eben beschriebenen Muskeln entspricht zweifellos den Muskeln von Thelyphonus, die BÖRNER mit No. 165 bezeichnete. Ein gewisser Unterschied, wie es ja auch bei so weit voneinander entfernten Tieren sein muß, wird immerhin beobachtet. Bei Thelyphonus ist No. 165 mit einem Ende an die hohlen Ausstülpungen der Rückenwand des Uterus masculinus (Uterus externus BÖRNER) befestigt; hier sind diese Muskeln, wie wir sahen, mit dem entsprechenden Ende auch an die hohlen Ausstülpungen der Rückenwand befestigt, aber an die bedeutend vergrößerten und von uns oben als oberes Paar Samenblasen bezeichneten; mit dem anderen Ende sind diese Muskeln bei Thelyphonus an die Wand des Uterus masculinus selbst befestigt, neben der Einmündung der mittleren

Samenblase; bei Chelifer aber an die besonderen Chitinabzweigungen der Wand über dem Uterus internus. Aber auch dieser scheinbare Unterschied wird, wie wir gleich sehen werden, durch die starke Reduktion des Uterus internus bei Chelifer einfach erklärt.

Der Uterus internus, jene Abteilung, die durch die Vereinigung der Enden der Samenleiter gebildet wird, und die, meiner Ansicht nach (siehe oben), nur allein mit Recht die Benennung Uterus bekommen darf, da die ganze oben beschriebene Abteilung eigentlich ein Homologon zu der Scheide der Weibchen ist, ist bei Chelifer äußerst klein. Seine Lage und Einmündung in den Uterus masculinus war schon oben beschrieben worden. Seine Wände sind von sehr dickem Epithel gebildet (Taf. 1, Fig. 4). Die Zellen des letzteren sind offenbar stark ausgezogen und eng, und ihre Kerne liegen so, daß sie den Eindruck der Vielschichtigkeit hervorbringen. Im Innern ist diese Abteilung mit einer sehr zarten Cuticula ausgekleidet, die bei starkem Kochen in Aetzkali sich auflöst. Beide Samenleiter biegen sich, indem sie von den Seiten an den Uterus internus etwas mehr von vorne herankommen, nach hinten um, legen sich dicht aneinander und gehen nebeneinander, ohne zu verschmelzen, noch eine Strecke bis zur spaltenförmigen Oeffnung, die in den Uterus masculinus führt (Schema 1, Taf. 1, Fig. 6 *v.d*). Auf Fig. 6, die uns den zweiten Schnitt nach vorne von dem auf Fig. 3 dargestellten zeigt, ist klar zu sehen, daß beide Samenleiter hier noch sehr breit sind, gleich vor dem Uterus internus vorne noch geteilt erscheinen, obwohl sie schon in einer gemeinsamen Hülle liegen. Hier wäre eigentlich die Stelle, die dem Uterus internus von Thelyphonus entspricht. Somit, kann man sagen, existiert bei Chelifer der Uterus internus als gemeinsame Höhlung, die durch Vereinigung der Enden der Samenleiter entsteht, fast gar nicht; er wird hier nur durch den etwas erweiterten oberen Teil der Rinne der oberen Wand des Uterus masculinus dargestellt, und es wäre vielleicht richtiger, diese Erweiterung mit der mittleren Samenblase zu vergleichen bei Thelyphonus, in die bloß bei Chelifer beide Samenleiter münden.

Bei einer Vergleichung der Figuren 3 und 6 sehen wir, daß der Hohlraum der Erweiterung selbst viel kleiner ist, nicht nur als der Raum der beiden Samenleiter, sondern sogar kleiner als der Raum jedes einzelnen von ihnen. Das ist er aber nur, wie es scheint, in stark zusammengezogenem Zustande. Es gibt zwei Paar Muskeln, deren Teile wir auch auf der Fig. 6 (m^1 und m^2) sehen; das eine Paar (m^1) ist mit dem (auf dem Schnitt zwischen dem auf Fig. 3 und 6 abgebildeten liegend), inneren Ende an die Wände der Rinne selbst befestigt, mit dem anderen an die unteren Samenblasen; das andere Paar geht etwas schräg und ist hauptsächlich an die Wände der Samenleiter bei ihrer Einmündung in die Rinne befestigt. Das eine wie das andere Paar erweitern ohne Zweifel sowohl

die Rinne, wie auch jene Erweiterung, die wir Uterus internus nannten. Wie die Samenleiter, so war auch der Uterus internus bei den von mir untersuchten Exemplaren von einer durch die Reagentien gewonnenen, körnigen Masse vollgestopft, die in ihrem Inneren Spermatozoen einschloß. Diese Masse ist zweifelsohne durch die Nebendrüsen (zu deren Beschreibung wir gleich übergehen) geliefert und wird zuerst in das Innere der Hoden hineingesogen, vermischt sich hier mit den Spermatozoen und wird dann mit diesen zusammen in größeren Klumpen, die etwas in der Art von Spermatophoren bilden, nach außen geführt.

Um jetzt die Beschreibung des Uterus masculinus abzuschließen, müssen wir noch einige Worte über seine vordere Wand sagen. Diese letztere (Taf. 1, Fig. 4) ist in ihrer ganzen Ausdehnung durch dünnes Chitin gebildet und gibt die Falte, die den Eingang aus dem Vestibulum in den Uterus masculinus einengt. Weiter ist an ihr nichts Besonderes zu bemerken, aber dafür ist das Hypoderm, das sie von außen unterbreitet, mit einer für mich nicht ganz verständlichen interessanten Bildung versehen. Das Hypoderm löst sich nämlich vom Chitin und ist in Form einer großen Blase aufgetrieben, deren Umrisse ich in der Fig. 4 dargestellt habe. Im Inneren ist diese Blase auf den Präparaten mit geronnenem Blute und mit Blutzellen gefüllt. Ich dachte anfangs, daß ich ein künstliches Gebilde vor mir hatte, das Resultat irgendeines Mangels bei der Konservierung, aber es erwies sich, daß bei jeder Art von Konservierung und bei allen Präparaten diese Blase mehr oder weniger ausgeprägt war. Ueber ihre Bedeutung könnte man nur die Vermutung aussprechen, daß wir hier ein Reservoir vor uns haben, in dem das Blut sich sammelt, das zur Erektion der zylindrischen Organe erforderlich ist.

Um mit dem Endteil der Genitalorgane abzuschließen, erübrigt nur noch, der Nebendrüsen zu erwähnen. Die letzteren sind sehr eingehend und im allgemeinen ganz richtig von KRONENBERG für Chernes beschrieben worden. Bei Chelifer ist ihr Bau viel einfacher; nach KRONENBERG „bestehen sie hier aus zwei Bündeln einzelliger Drüsen, die mit ihren blinden Enden nach rückwärts gerichtet sind und vorne mit ihren verengten Ausführungsgängen zusammentreffen". Diese Beschreibung kann ich vollkommen bestätigen, indem ich nur hinzufüge, daß die verengten Ausführungskanäle als ziemlich lange, helle Röhrchen erscheinen, die alle zu einer ziemlich großen, gemeinsamen Ausführungsöffnung von spindelförmiger Gestalt herantreten, die in der Mitte der hinteren Wand des Vestibulums liegt. Beide Drüsenbündel sind von außen mit einer dünnen Bindegewebshülle umgeben. Diese Drüsen sind bei geschlechtsreifen Exemplaren mit derselben körnigen (selbstverständlich an den konservierten Präparaten) Masse angefüllt, die schon oben für das Innere der Samenleiter und Hoden beschrieben

wurde. Hierbei erfüllt diese Masse den ganzen Inhalt der Drüse und drängt den Kern immer an die äußerste Peripherie. Was die Bedeutung dieser Masse anbelangt, welche von den Nebendrüsen ausgeschieden wird, wird dieselbe weiter unten klargelegt, nach der Beschreibung des Befruchtungsaktes und der Spermatozoen bei Chernes.

Indem wir somit die Beschreibung des Endteils der männlichen Genitalorgane beschließen, sehen wir, daß derselbe im ganzen durch einen Sack gebildet wird, der eine Einstülpung der Epithelialdecke in der Region des zweiten und dritten Abdominalgliedes darstellt. Dieser Sack zerfällt in drei Abteilungen. Die erste von ihnen, das Vestibulum, öffnet sich nach außen durch eine breite Genitalöffnung, und enthält in seinem Inneren ein Paar ausschiebbare zylindrische Organe. Die zweite Abteilung, der Uterus masculinus, ist die größte; an den Seiten bildet er zwei Paar Ausstülpungen, die vielleicht die Rolle von Samenreservoiren spielen, vielleicht aber auch bloß von Apodemen zur Befestigung verschiedener Muskeln; an seiner oberen Wand befindet sich eine Rinne, die von einem Rahmen aus festerem Chitin gestützt und im hinteren Teil der oberen Wand durch eine Spalte, die in die dritte Abteilung führt, durchbohrt wird. Diese letztere ist bei Chelifer sehr wenig entwickelt, und obwohl beide Samenleiter in sie münden, entspricht sie ihrem Bau nach eher nicht dem Uterus internus von Thelyphonus, sondern der unpaaren Samenblase.

In das Vestibulum öffnen sich auf seiner hinteren Wand die Nebendrüsen; die letzteren sind ohne Zweifel dem von mir beschriebenen (1898, Fig. 6) drüsigen Kissen homolog, das an der Hinterwand der weiblichen Scheide liegt.

Die Coxalsäcke des vierten Beinpaares von Chelifer.

Ohne Zweifel befinden sich diese zwei Chitinsäcke in irgendeiner Verbindung mit den Genitalorganen; sie liegen im Inneren der Coxalglieder des vierten Beinpaares, und sind in ihrem äußeren vor kurzem von WITH (1906) ganz richtig beschrieben worden. Bemerkenswert ist, daß bei Chernes, ungeachtet sorgfältigsten Nachsuchens, ich auch nicht die geringste Spur dieser Säcke finden konnte. Ebenso, nach den Hinweisen anderer Autoren urteilend, fehlen sie offenbar auch bei den anderen, bisher untersuchten Repräsentanten der Chelonethi.

Bei Chelifer stellen diese Säcke zwei sehr umfangreiche Chitineinstülpungen im Inneren der Coxalglieder des letzten Beinpaares dar. Ihre Länge gleicht fast der ganzen Querbreite des Coxalgliedes (Textfig. 2). Wie ich schon erwähnte, wurde ihre äußere faltige Gestalt richtig beschrieben und abgebildet von WITH, daher will ich mich hierbei nicht aufhalten. Auf den Schnitten (die quer durch die Coxalglieder gingen, Textfig. 2) sieht man, daß die äußerlich sichtbaren Falten spaltenförmige Einstülpungen der Wand der Säcke bilden; auf den Kämmen dieser Einstülpungen sitzen sehr lange Haare. Die beschriebenen Einstülpungen stellen somit die Basis der Haare vor. Letztere sind sehr lang, verzweigen sich zuweilen (Taf. I, Fig. 11) und ragen in Form eines Büschels aus der Oeffnung der Coxalsäcke nach außen. Die Oeffnung selbst befindet sich an den inneren verschmälerten Enden der Coxalglieder. Bei stärkerer Vergrößerung (Taf. 1, Fig. 11) sieht man, daß das proximale Ende des Haares tief in seiner Basis sitzt. Die letztere ist nach innen gebogen, und bildet so eine Scheide für das Haar. Im Inneren der Basis selbst ist deutlich ein plasmatischer Balken zu sehen, der die Fortsetzung einer der Zellen des Hypoderms bildet, welches von außen den Sack umkleidet. Dieser Balken setzt sich unmittelbar in das Innere des Haares fort und reicht offenbar ganz bis an sein Ende. Leider erwies sich mein ganzes frisches Material für Chelifer nicht so gut konserviert, daß man ohne Zweifel die histologische Natur des beschriebenen Balkens feststellen konnte; aber man wird kaum irren, wenn man ihn für eine Nervenendigung der empfindlichen Zelle ansieht. Wir haben hier kaum einzellige Drüsen mit so langen Kanälen. Für meine Voraussetzung spricht auch der Umstand, daß die Hypodermalzellen, welche Zweige aussenden, durchaus nicht vergrößert sind, und das Hypoderm selbst nicht verdickt. Ebenso wäre es unverständlich, daß die Haare sich verzweigen, wenn dieses Drüsenkanäle wären. In Rücksicht auf alles dieses halte ich die beschriebenen Säcke für Gefühlsorgane, und am wahrscheinlichsten für ein Organ, das dazu dient, das Männchen geschlechtlich zu erregen, denn — wie wir bei der Beschreibung des Coitus sehen werden (bei Chernes), erregt das Weibchen immer auf eine besondere Art vorher das Männchen.



Fig. 2. Coxalsack von Chelifer. Längsschnitt durch das Coxalglied des vierten Beinpaares. Vergr. Ok. 3, Obj. B.

Ehe ich aber zur Beschreibung des Prozesses selbst übergehe, wollen wir kurz bei der Beschreibung der äußeren Teile des Genitalapparates von Chernes cimicoides F. und multidentatus mihi verharren. Was den Bau der Geschlechtsdrüse selbst anbelangt, so hat KRONENBERG (1888, Taf. 11a, Fig. 32) ihr äußeres Aussehen im allgemeinen richtig beschrieben. Ich erhielt nur niemals, weder auf den Flächenpräparaten, noch mit Hilfe der Rekonstruktion von Schnitten, so

symmetrisch-regelmäßige Bilder, wie KRONENBERG sie zeichnet. In Wirklichkeit sind die drei Paar Säcke, welche vom Mittelteil der Testikel ausgehen, immer nicht gleichmäßig entwickelt, und vereinigen sich mit ihren oberen Enden durchaus nicht in gleicher Weise auf der rechten und linken Seite.

Die äußeren Teile der Genitalorgane des Männchens von Chernes.

Die äußere Oeffnung hat auch bei Chernes, wie ich das schon früher beschrieb (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903a, Taf. I, Fig. 6 und 1903b Fig. 2), die Form einer breiten Querspalte. Diese Oeffnung führt nicht unmittelbar in jenes Chitinrohr, das KRONENBERG für ein Kopulationsorgan hält. Sie mündet vorher, wie auch bei Chelifer, in einen umfangreichen Raum, das Vestibulum (Taf. 1, Fig. 7, 8 *v*).

Das Vestibulum ist bei Chernes sehr stark in die Breite gezogen, dafür ist es aber in der Richtung von hinten nach vorne verschmälert. Seine Wände, besonders die vordere, der hintere Teil der oberen und die Seitenteile der hinteren Wand (Taf. 1, Fig. 7 und 9), sind sehr stark chitinisiert. Diese chitinisierten Partien bilden auch jene eigentümliche Figur, die KRONENBERG als Ring beschrieb, durch den das Rohr hindurch geht. In der Tat aber haben wir — wie das besser als aus irgendeiner Beschreibung aus einem Vergleich des Schnittes auf Fig. 7 mit den Flächenpräparaten auf Fig. 9 und 10 hervorgeht — hier nur lokale Verdickungen der Wände des Mittelteils des Vestibulums. Diese Verdickungen sind so angelegt, daß die, welche nach hinten und dorsal vom unteren Ende der Röhre liegt, die Form einer kleinen Gabel hat (*fl*), die vordere untere aber, welche mit der inneren Wand des vorderen Genitaldeckels eng verbunden ist, endet mit einem verbreiterten Köpfchen, an das sich ein sehr starkes Muskelbündel ansetzt (Fig. 10 *ap.a*). Die hintere Wand des Vestibulums ist nur an den Seiten verdickt (Fig. 9), und zwischen diesen Seitenverdickungen befindet sich die Oeffnung der Nebendrüsen. Sie hat genau die Form einer Vertikalspalte (Taf. 1, Fig. 9 *o.pr*), wie bei Chelifer. Auf dem auf unserer Figur dargestellten Schnitt (Fig. 7) ist das ganze Stück des Mittelteils der hinteren Wand aufgenommen, daher ist die Oeffnung nicht durchschnitten, sondern ist in der Ebene zu sehen. Hierbei muß man auch im Auge behalten, daß bei der kleineren Art Chernes cimicoides F. die Wände des Vestibulums überhaupt weniger chitinisiert sind als bei dem großen Chernes multidentatus, nach welchem die Figuren 9 und 10 angefertigt sind. Im übrigen aber ist der Bau des Vestibulums bei beiden Arten ganz gleich. Die stark verengten und chitinisierten Seitenteile desselben gehen

weit nach rechts und links in das Innere des Körpers des Tieres hinein (Taf. 1, Fig. 8 *v*). An seinem inneren Ende setzen sich diese Seitenflügel des Vestibulums in jene tracheenförmigen, sackartigen Anhängsel fort, die schon KRONENBERG gut beschrieben hat (1888). Diese Anhängsel (Taf. 1, Fig. 9 *z.o*) umfassen, wie dies derselbe Autor abbildet und beschreibt, die vorderen Tracheenstämme, erweitern sich ein wenig nach ihrem inneren Ende, und sind aus dünnem, unregelmäßig gefaltetem Chitin aufgebaut, das von außen mit einem distinkten, ziemlich dicken Hypoderm bekleidet ist (Taf. 1, Fig. 8 *z.o*). Im Inneren derselben fand ich auf den Schnitten niemals etwas, ungeachtet dessen, daß ich viele Schnitte beider Arten von Chernes besitze, zumal das Material über diese zwei Arten, das in meinen Händen sich befindet, viel reicher ist als für Chelifer.

Ueberhaupt erscheinen diese röhrenartigen Anhängsel, ungeachtet ihrer bedeutenden Größe bei Chernes multidentatus, ohne Zweifel als rudimentäres Organ, und man kann sich nicht vorstellen, was ihre Funktion sein sollte.

Was die morphologische Bedeutung dieser Gebilde anlangt, so kann hier, meiner Ansicht nach, kein Zweifel obwalten, daß sie Rudimente der röhrenartigen, zylindrischen Organe von Chelifer vorstellen, die überflüssig wurden (weshalb, ist weiter unten ersichtlich), und deshalb nicht nach außen vorgeschoben wurden, sondern sich ins Innere hineinzogen. Für diese Annahme spricht am meisten die Lage dieser Organe und ihr unmittelbarer Zusammenhang mit den Seitenteilen des Vestibulums. In der Tat, wenn wir uns das Vestibulum von Chernes etwas erweitert vorstellen und die beiden Seitenanhängsel nach außen gestülpt, so erhalten wir vollkommen den Bau des Vestibulums von Chelifer.

Der Uterus masculinus von Chernes. Die zweite Abteilung der männlichen Geschlechtsorgane von Chernes ist nicht durch einen breiten Sack, wie bei Chelifer, gebildet, sondern durch ein ziemlich langes, eigentümlich gebogenes und stark chitinisiertes Rohr, dessen allgemeine Gestalt, bei den beiden Arten etwas verschieden, aus den beigegebenen Abbildungen erhellt (Taf. 1, Fig. 7, 10 *u.m*). Dieses Rohr wurde von KRONENBERG (1888) als Kopulationsorgan beschrieben. Aber schon nach seinem Bau, und weil die entsprechenden Muskeln fehlen, kann es durchaus nicht aus der Genitalöffnung hervorgeschoben werden, und kann somit kein solches sein (siehe auch weiter die Beschreibung des Kopulationsprozesses). Seine Rolle, wie das gleich aus der Darstellung seines Baues und der Muskulatur hervorgeht, ist eine ganz andere.

Dieses Rohr mündet in das Vestibulum an seiner oberen Vorderwand durch eine enge Oeffnung (Taf. 1, Fig. 7; auf dieser Zeichnung sind im Inneren des Vestibulums zwei kleine Klümpchen des Sekrets der Nebendrüsen zu sehen), die mit der Wand selbst durch dünnes, helles Chitin verbunden ist, woher das Rohr bis zu einem gewissen Grade innerhalb der oben beschriebenen Verdickungen

oder des KRONENBERGschen (1888) „Ringes“ beweglich ist. Dessen ungeachtet können diese Chitinverdickungen keineswegs durch die Geschlechtsöffnung nach außen vorgeschoben werden, und das untere Ende des Rohres kann höchstens dieser Oeffnung genähert werden.

An den Seiten neben der Oeffnung des Rohres und zum Teil noch niedriger als dieselbe, bilden die Wände des Vestibulums an der Innenseite des vorderen Genitaldeckels weit vortretende Falten, die zuweilen sogar aus der äußeren Genitalöffnung hervortreten. Diese Falten werden aus hellem, dünnem Chitin gebildet und zeigen eine sehr zarte Streifung, die an die Streifchen des Gefühlorgans erinnern, das ich auf dem unbeweglichen Finger der Cheliceren beschrieb (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903 a). Ohne allen Zweifel haben wir hier ebenfalls eine äußere Abteilung des empfindlichen Teils der Geschlechtsorgane. Leider gelang es mir nicht, irgendetwas den empfindlichen Zellen ähnliches im Hypoderm, das diese Gebilde stützt, nachzuweisen. Jedenfalls ist das Hypoderm hier stets bedeutend verdickt (Taf. 1, Fig. 8).

Die untere oder hintere Oeffnung des Rohres führt in die kleine Enderweiterung (Taf. 1, Fig. 10), hinter welcher sich das Rohr selbst nach oben und vorne wendet, in Form einer sehr starken S-förmigen Biegung, die besonders deutlich bei Chernes multidentatus zu sehen ist, bei dem auch der vordere Teil des Rohres viel mehr vorgewölbt und länger ist. Es ist sehr interessant, daß bei diesen zwei einander so nahestehenden Arten der Uterus masculinus so verschieden ist. Das zeigt, daß dieses Organ, durch welches sich auch die Gattung Chernes so scharf von der Gattung Chelifer unterscheidet, bei den Arten der ersten Gattung sehr stark variiert, was man vielleicht durch seine energische Tätigkeit erklären kann.

Andererseits werden auch Unterschiede im Bau und der Lage besonderer Chitinplättchen beobachtet, die in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Rohre selbst stehen, und eigentlich eine Erweiterung seiner Wände, entweder seitwärts oder in der Mittellinie in vertikaler Richtung, vorstellen. So sind bei Chernes multidentatus (Taf. 1, Fig. 10) solche Plättchen besonders stark im Vorderteil des Rohres entwickelt, und bei Chernes cimicoides (Taf. 1, Fig. 7 und 8) im hinteren Teil, wo eines dieser Plättchen zwei Biegungen des Rohres verbindet.

Außer diesen Plättchen befindet sich näher zum hinteren Ende, an seinen Seiten, ein Paar interessanter Chitinauswüchse (Taf. 1, Fig. 10 *ap.l*). Diese Auswüchse haben die Gestalt von nach unten eingebogenen und nach oben gewölbten Löffelchen, die mit Hilfe kurzer Füßchen an die Seitenwände des Rohres befestigt sind. Sie dienen zur Befestigung besonderer Muskeln, von denen weiter unten gesprochen werden soll.

Am vorderen Ende mündet das Rohr in einen unpaaren Hohlraum mit stark muskulösen Wänden (das muskulöse Organ KRONENBERGS, 1888). In diesen Raum münden beide Samenleiter, so daß er dem dritten Teil der männlichen Genitalorgane von Chelifer homolog erscheint — dem Uterus internus. Ehe ich aber zur Beschreibung des letzteren übergehe, muß ich noch eines Gebildes erwähnen, das in Zusammenhang mit dem Uterus masculinus steht. In diesen münden nämlich am vorderen Ende, an der vordersten Oeffnung, zwei Seitenblasen (Taf. 1, Fig. 7 *v.s*). Die Wände dieser Blasen sind aus hellem und, wie es scheint, weichem Chitin gebaut, so daß sie sich leicht kontrahieren und ausdehnen können, weshalb sie auf den verschiedenen Schnitten bald besser bemerkbar sind, bald das Aussehen von Falten des Chitins haben. Sie münden in den Uterus masculinus durch eine Rinne, die von unten das vorderste Ende dessen umfaßt. Die Chitinwand der Blasen stellt die unmittelbare Fortsetzung des Chitins des Uterus masculinus dar, und somit bilden sie ohne Zweifel einfach Auswüchse des letzteren.

Was ihre Bedeutung anbelangt, so zweifle ich nicht — obwohl es mir nicht gelang, in ihrem Inneren Spermatozoen zu sehen —, daß sie Sammelblasen vorstellen, in die jedoch der Samen nur während des Befruchtungsaktes gelangt. Vorher sammelt er sich in gewaltiger Menge im Raum des Hodens selbst und dessen Verzweigungen und mischt sich dort mit der Ausscheidung der Nebendrüsen (siehe weiter unten).

Nimmt man nun alles zusammen, was über diesen zweiten Teil der männlichen Geschlechtsorgane von Chernes gesagt worden ist, so ist nicht schwer, einzusehen, daß das Rohr, welches diesen Teil bildet, der veränderte Sack von Chelifer ist. Es ist vielleicht sogar richtiger zu sagen, daß es nicht den ganzen Sack vorstellt, sondern die Rinne der oberen und hinteren Wand des Uterus masculinus von Chelifer, deren Ränder verwachsen sind, während die übrigen Teile des Sackes selbst nur in Gestalt der oben beschriebenen Chitinplättchen erhalten blieben, und von den zwei Paar der sackartigen Ausstülpungen das untere wahrscheinlich sich in die löffelförmigen Apodemen zum Ansatz besonderer Muskeln verwandelte, das obere aber scheinbar seine Bedeutung als Samenblasen beibehielt. Weiter unten komme ich noch auf die Klarlegung der möglichen Ursache dieser Verwandlung der Rinne in ein Rohr zurück, vorher aber gehe ich zur Beschreibung des dritten Teiles der Genitalorgane über.

Der Uterus internus (KRONENBERGS muskulöses Organ) hat — wie schon erwähnt — bei Chernes einen kleinen Innenhohlraum (Taf. 1, Fig. 7 *u.i*) und eine sehr stark und eigentümlich entwickelte Muskulatur an einer Vorderwand. Diese Muskulatur hat die Gestalt eines vorgewölbten Kissens, weshalb auch der ganze Uterus internus eine halbrunde Form besitzt und wie ein vor-

tretendes Köpfchen auf dem vorderen Ende des röhrenförmigen Uterus masculinus sitzt (Taf. 1, Fig. 10). Dieses Muskelkissen wird von zwei Systemen glatter, wie es scheint einzelliger Muskelfasern gebildet (Taf. 1, Fig. 7). Die einen von ihnen, die inneren, die der Höhlung des Uterus internus näher liegen, haben eine quer-horizontale Richtung, die anderen, die äußeren, eine vertikal-dorso-ventrale. Diese letzteren umfassen das innere Bündel vollkommen von vorne und von den Seiten. Es ist klar, daß als Resultat der Zusammenziehung dieser Muskeln ein Eindrücken der vorderen Wand des Uterus internus nach innen erfolgen muß, wodurch die Höhlung des letzteren, wenn man die Stärke des Muskelkissens in Betracht zieht, vollständig durch die Vorderwand zusammengedrückt wird, um so mehr, als sie ohnehin sehr klein ist, und die übrigen freien Partien der Wand durch eine dünne Cuticularschicht und das diese stützende Hypoderm gebildet werden.

Es ist klar, daß bei einer solchen abwechselnd erfolgenden Zusammenziehung und Erweiterung der Uterus internus wie eine Pumpe wirken muß. Eine Erweiterung der Höhlung des Uterus internus wird aber, außer durch eine gewisse Elastizität seiner Wände, auch noch durch die Zusammenziehung besonderer Muskeln erreicht, die mit einem Ende an seine hintere untere Wand ansetzen, mit dem andern an das Köpfchen der oben beschriebenen Chitinverdickung des Vestibulum (Taf. 1, Fig. 10 m^1)

Bei einer solchen pumpenden Tätigkeit des Uterus internus wird er offenbar die reifen Spermatozoen aus dem Hoden einsaugen, was ganz notwendig erscheint, da es sonst sehr schwer ist, sich vorzustellen, wie die Spermatozoen durch die sehr langen, mit keiner Muskulatur versehenen und, wie wir gleich sehen werden, sehr stark hin und her gewundenen Samenleiter gehen sollten.

Aber außerdem wird mit Hilfe dieser pumpenden Tätigkeit, nur bei veränderter Lage des röhrenförmigen Uterus masculinus, ebenso das Sekret der Nebendrüsen in die Höhlung der Hoden eingesogen und gepumpt werden. Dies Sekret hat auf den Präparaten, sowohl in den Reservoiren der Drüsen selbst, wie auch in der Höhlung der Testikel, wo es stets in großer Menge zur Zeit der Reifung der Spermatozoen gefunden wird, das Aussehen einer stark sich färbenden, grobkörnigen Masse. Ueber die Identität der Masse, die sich im Innern der Testikel, gemischt mit Spermatozoen, und der, die im Innern der Nebendrüsen sich findet, kann kein Zweifel herrschen, um so weniger, als im Innern der Hoden gar keine Elemente vorkommen, die eine solche Masse herstellen könnten.

Was aber die Veränderung der Lage des Rohres anbetrifft, so wird diese durch Verkürzung der Muskeln erreicht, welche von den löffelförmigen Apodemen ausgehen und sich gerade am Ende des Uterus masculinus ansetzen (Taf. 1, Fig. 10 m^4 und siehe auch weiter unten). Hierbei wird die untere Biegung des

Rohres sich zusammenbiegen und sein hinteres Ende sich nicht der Ausführungsöffnung, sondern der Oeffnung der Nebendrüsen nähern (vergl. Fig. 7, Taf. 1) und somit wird die Ausscheidung der letzteren in das Rohr gelangen, vielleicht sogar unmittelbar.

Es versteht sich von selbst, daß bei diesem Einpumpen des Sekrets der Drüsen in den Hohlraum der Testikel auch entsprechend die Samenleiter sich schließen und öffnen müssen, ebenso wie bei umgekehrtem Einsaugen der Spermatozoen zeitweilig der Eingang durch den Uterus masculinus geschlossen sein muß. Leider konnte ich, wegen der Kleinheit des Objektes und der Notwendigkeit, alle Einzelheiten hauptsächlich an den Schnitten zu rekonstruieren, diese Prozesse nicht vollkommen klarstellen. Offenbar wird das eine wie das andere durch eine ungleichmäßige Zusammenziehung der Muskeln des Muskelkissens des Uterus internus erreicht, das zweite aber wird vielleicht noch verstärkt durch sehr starke Kontraktion der eben beschriebenen Muskeln.

Mir scheint jedenfalls das zweifellos festzustehen, daß der Uterus masculinus und der Uterus internus bei Chernes eine sehr kunstreiche Pumpe zur Einpumpung des Sekrets der Nebendrüsen (das wohl auch den Spermatozoen zur Nahrung dient) ins Innere des Hodens darstellen, und zur Auspumpung der Spermatozoen aus dem Hoden nach außen.

Das scheint unbedingt notwendig, wenn man in Betracht zieht, wie kompliziert der Gang der Samenleiter ist.

Die Samenleiter beginnen bei Chernes am vorderen Ende des mittleren unteren Sackes des Hodens, der somit offenbar nur als Homologon der Samendrüse von Chelifer erscheint (siehe Fig. 32, Taf. 11 *a* bei KRONENBERG, 1888). Von hier aus gehen beide Samenleiter stark auseinander, nach den Seiten zu, erheben sich nach oben und umfassen beide Tracheenstämme von außen, wie es schon KRONENRERG ganz richtig beschrieb (1888). Zwischen ihnen und den Tracheenstämmen liegen genau die beiden tracheenförmigen Anhängsel des Vestibulum, wobei zuweilen, besonders bei Ch. multidentatus, diese Lagerung den Eindruck macht, als ob die tracheenförmigen Anhängsel als Puffer dienen, der die Trachee vor dem Druck seitens der Samenleiter bewahrt. Andererseits aber umfassen sehr oft, besonders bei Ch. cimicoides, beide Gebilde vollkommen unabhängig voneinander die Trachee (z. B. geht auf Fig. 8, Taf. 1 einerseits zwischen der Trachee und dem Samenleiter das Anhängsel des Vestibulum hindurch, andererseits umfaßt der Samenleiter ganz selbständig die Trachee)[1]. In Rücksicht hierauf darf man wohl kaum annehmen, daß die tracheenförmigen Anhängsel des Vestibulum speziell die Funktion des Schutzes der Tracheen vor

1) Man muß jedoch im Auge behalten, daß der abgebildete Schnitt etwas schräg erfolgt ist.

dem Drucke der Samenleiter zu erfüllen haben. Es ist wahrscheinlicher, daß diese Anhängsel, wie jedes rudimentäre Organ, in Größe und Lage stark variieren und daher zuweilen gerade zwischen dem Samenleiter und der Trachee getroffen werden.

Nach Umgehung der Tracheen wenden sich die Samenleiter plötzlich nach unten und innen, steigen bis zur Berührung mit dem vorderen Genitaldeckel hinab und erheben sich von da aus fast vertikal nach oben, zum Uterus internus (Taf. 1, Fig. 7 *v.d*). In dieser letzteren Partie wird ihr Lumen größer und der Bau selbst ist ein ganz anderer, als auf dem ganzen übrigen Verlauf derselben. Beginnend von der Samendrüse und bis zu dieser letztere Partie stellen die Vasa deferentia ziemlich enge Röhren dar, die von einer Schicht von Zellen ohne klare Grenzen gebildet werden und ohne innere Cuticularschicht (Taf. 1, Fig. 8 *v.d*).

In der letzten vertikalen Partie wird das Epithel der Samenleiter dicker und nimmt den Bau konzentrischer Fasern an. Es ist möglich, daß diese Fasern zur Verengerung des Lumens der Samenleiter dienen, aber diese ganz schließen können sie höchstens nur am untersten Ende des vertikalen Abschnittes und vielleicht bei der Mündung in den Uterus internus. Auf der übrigen Ausdehnung wird die Cuticularbekleidung dem hinderlich sein, weil sie hier gut entwickelt und mit Dornen dicht besetzt ist. Diese Cuticula ist aber nicht aus Chitin gebildet, da sie in Aetzkali sich löst.

In den Uterus internus münden beide Samenleiter durch eine gemeinsame Oeffnung, die sehr klein ist. Am allerwahrscheinlichsten ist es, daß gerade an dieser Stelle ihr Verschluß beim Einziehen des Sekretes der Nebendrüsen aus dem Vestibulum erfolgt.

Die Muskulatur des Endapparates der Genitalorgane bei Chernes wird durch eine ganze Reihe von Muskelbündeln gebildet, die zum Teil nicht scharf voneinander geschieden sind. Als interessanteste Eigentümlichkeit derselben erscheint, daß sie ausschließlich aus glatten Muskelfasern gebildet ist, wobei sogar immer jede Faser eine Zelle darstellt (Taf. 1, Fig. 8). Hierin unterscheidet sich diese Muskulatur in hohem Grade von den entsprechenden, oben beschriebenen Muskeln bei Chelifer. Bei letzterem zeigen die beschriebenen Muskeln wenigstens Spuren von Querstreifung und unterscheiden sich in nichts von den übrigen Muskeln des Rumpfes. Dieser fundamentale Unterschied bei so nahestehenden Tieren ist höchst interessant; weiter unten will ich versuchen, ihn zu erklären. Jetzt aber wollen wir zur Beschreibung der Muskelbündel selbst übergehen. Man kann ihrer außer den obenerwähnten Muskelkissen des Uterus internus vier Paar unterscheiden (Taf. 1, Fig. 10: die Muskel sind schematisch durch Punktlinien angegeben). Zwei von ihnen berührte ich schon oben. Das sind erstens zwei Bündel fächerartig vom Köpfchen der vorderen

Verdickung der Wand des Vestibulum ausgehender Muskeln (m^1). Mit dem anderen Ende sind diese Bündel an die untere Wand des Uterus internus befestigt, als dessen Erweiterer sie offenbar anzusehen sind. Man kann sie Dilatatores uteri interni nennen. Sie entsprechen ohne Zweifel den oben bei Chelifer beschriebenen Muskeln m^1, die auch dort den Uterus internus erweitern helfen sowie das Ende der Samenleiter. Aber bei Chelifer ist dieser Muskel, wie wir sehen, mit dem andern Ende an der Wand der hinteren Samenblasen befestigt, bei Chernes jedoch an die Wand des Vestibulum. Dieser Umstand kann wohl kaum als Beweis gegen die Homologie der einen und der andern Muskeln dienen, erstens in Anbetracht des nahen Beieinanderliegens beider Befestigungspunkte — zweitens auch deshalb, daß auch Chelifer ein Bündel besitzt, das die untere Samenblase mit der Wand des Vestibulum verbindet (Taf. 1, Fig. 6). Es ist klar, daß bei Chernes wie bei Chelifer die beschriebenen Muskel aus ein und demselben indifferenten Zustand sich entwickeln konnten, aber ihre Entwicklung erfolgte in verschiedener Richtung.

Das zweite und dritte Muskelpaar von Chernes (m^2 und m^3) sind voneinander beinahe nicht geschieden. Beide sind sie ebenfalls fächerförmig und mit dem verschmälerten Ende an die Wände der hinteren Biegung des Uterus masculinus befestigt, mit dem verbreiterten aber an die Chitinplatte der oberen. Die Rolle dieser Bündel besteht offenbar in der Beugung des Uterus masculinus. Am wahrscheinlichsten erfolgt auf dem Wege solcher schneller, krampfartiger Zusammenbiegungen und Geradebiegungen das Ausschleudern des Samens aus der äußeren Oeffnung des Rohres.

Es ist nicht schwer, zu sehen, daß diese Muskel den Muskeln m^2 von Chelifer homolog sind. Wir sahen oben, daß der röhrenförmige Uterus masculinus von Chernes am allerwahrscheinlichsten als ein Homologon der Rinne von Chelifer anzusehen ist. Bei letzterem aber sind die Muskeln m^2 gerade mit einem Ende an die Wände dieser Rinne geheftet, mit dem andern an die unter-hintere Samenblase. Bei Chernes sind diese Muskeln ebenfalls mit dem einen Ende an die Wand des Rohres, mit dem andern an dessen hinteres unteres Ende angesetzt, was natürlich durch das Schwinden der unteren Samenblasen leicht zu erklären ist, welche, wie wir sahen, wahrscheinlich sich in kleine, löffelförmige Apodeme verwandeln, an deren Basis gerade die beschriebenen Muskeln befestigt sind. In Anbetracht alles dieses kann, meiner Ansicht nach, auch gegen die Homologie dieser Muskeln kein ernstlicher Einwand erfolgen.

Was das vierte Paar, m^4, anbelangt, so wurden dessen Richtung und Bedeutung schon oben beschrieben. Bei Chelifer dazu ein Homologon zu finden, gelang mir nicht, was ja auch begreiflich ist, da das bei weitem nicht so voll-

kommene Einsaugen des Sekrets der Nebendrüsen bei dieser Form unmittelbar durch die Rinne des Uterus masculinus geschieht.

Irgendwelche Muskeln, die den Endapparat aus der Genitalöffnung nach außen stoßen, habe ich bei Chernes nicht gefunden. Und auf Grund meiner Beobachtungen beim Coitus der uns interessierenden Tiere, zu dessen Beschreibung ich gleich komme, glaube ich, daß solches überhaupt nicht geschieht.

Vorher aber, um mit der Beschreibung des Endapparates abzuschließen, muß ich noch einige Worte über die Nebendrüsen von Chernes sagen.

Diese unterscheiden sich von dem, was wir bei Chelifer sahen, nur durch die größere Kompliziertheit und ihre Größe. Ihre äußere Form wurde von KRONENBERG richtig beschrieben; ich kann noch hinzufügen, daß sowohl der vordere wie der hintere Abschnitt derselben sein eigenes, sehr umfangreiches Reservoir besitzt. Von diesem geht der vordere Abschnitt weit nach vorne (Taf. 1, Fig. 8 *p.r*) und der hintere nach oben. Offenbar entstehen diese Reservoire durch Verschmelzung und Zerfall der äußeren einzelligen Drüsen selbst, deren röhrenförmige Kanäle dann gleichsam frei aus der ganzen Masse des Sekrets hervorgehen und sich vereinigend in der oben beschriebenen gemeinsamen Oeffnung münden. Die Beschreibung einiger histologischer Einzelheiten des Baues dieser Drüsen behalte ich mir für ein anderes Mal vor.

Rekapituliert man nun alles, was oben über den Bau des Endteils der männlichen Genitalorgane von Chernes gesagt worden ist, so sehen wir, daß sie aus denselben drei Abteilungen bestehen, wie bei Chelifer. Nämlich: aus dem geräumigen Vestibulum, mit zwei eigentümlichen, tracheenartigen Anhängseln; aus der zweiten Abteilung, dem Uterus masculinus, der aber nicht als Sack wie bei Chelifer erscheint, sondern die Form eines engen Chitinrohres besitzt, und aus der dritten Abteilung, dem Uterus internus mit einem eigentümlichen Muskel, der diese beiden Abteilungen in eine Pumpe verwandelt, welche das Sekret der Nebendrüsen ins Innere der Testikel hinein- und die Spermatozoen aus den Testikeln hinauszupumpen hat.

Ein Versuch der morphologischen Erklärung der zylindrischen Organe.

Oben bemühte ich mich schon, eine morphologische Erklärung der einzelnen Teile der beschriebenen Organe nach Möglichkeit zu geben. Besonders interessant in dieser Beziehung erscheinen natürlich die tracheenförmigen Anhängsel des Vestibulum. Wie wir oben sahen, stellen sie ein ohne Zweifel rudimentäres Organ dar, und sind am wahrscheinlichsten den zylindrischen Organen von Chelifer homolog. Man kann sich aber schwer denken, daß diese Anhängsel durch un-

mittelbare Umwandlung und nicht vollständige Entwicklung der zylindrischen Organe entstanden sind. Ganz unverständlich würde in diesem Falle der Prozeß der umgekehrten Einstülpung derselben nach innen erscheinen. Es ist viel wahrscheinlicher, daß diese beiden Organe aus ein und demselben, vor ihnen existiert habenden Gebilde entstanden sind. Ohne allen Zweifel sind Chernes und Chelifer einander äußerst nahestehende Genera und nach Hinweisen z. B. von SIMON (1879) und WITH (1906) sogar in den äußeren Merkmalen durch Uebergangsarten verbunden. So scheint es denn mehr als wahrscheinlich, daß beide von einer Urform abstammen. Beide stehen einander entschieden näher, als z. B. der Gattung Obisium oder Chthonius. Dennoch muß ihre Trennung schon vor langer Zeit stattgefunden haben, da sie schon im Bernstein alle charakteristischen Unterscheidungsmerkmale besaßen. Leider ist der Bau von Chthonius ganz unbekannt und die Arbeit BERNARDS (1893) über den Bau von Obisium ist so oberflächlich, daß man aus ihr kaum etwas für einen Vergleich entnehmen kann. So sind bei Obisium offenbar die genitalen Nebendrüsen (wiewohl Anführungszeichen, aber unrichtig von BERNARD als Spinndrüsen bezeichnet) vollkommener gebaut, als bei den von mir untersuchten Chernes und Chelifer. Sie haben sich schon aus einem Komplex einzelliger Drüsen in acinöse verwandelt, wobei jedes Teilchen sein Reservoir besitzt. Ferner besitzt, was für uns besonders interessant ist, Obisium Organe, die an die tracheenförmigen Anhangsorgane von Chernes erinnern, welche BERNARD rams-horn organs nennt und sogar für Tracheen ohne Stigmenöffnungen hält. Nach seiner Fig. 12 zu urteilen, sind sie viel größer als bei Chernes, aber der Schnitt, den er auf der Fig. 12 gibt, erlaubt uns nicht die geringste Vorstellung über ihren Bau zu bekommen. In Hinsicht hierauf muß man einstweilen alle einigermaßen ins einzelne gehenden Vergleiche dieser Gebilde bei den verschiedenen Vertretern der Chelonethi beiseite lassen. Wir können jetzt nur eines sagen, daß die bisher untersuchten Formen entweder äußere tracheenartige Organe in dem Vestibulum der Genitalorgane, oder, wenn solche fehlen, so innere tracheenförmige Anhängsel des Vestibulum haben. Diese Anhängsel erinnerten bei Chernes KRONENBERG (1888) so sehr an rudimentäre Tracheen, daß er sie auch für solche hielt. Ich kann mich damit durchaus nicht einverstanden erklären. Bei Chernes und noch mehr bei Obisium haben diese Anhängsel die Form nicht von Tracheen, sondern von einfach innen mit Chitin ausgekleideten Säcken, die keinerlei Spuren eines spiraligen Fadens zeigen und sich nach ihrem inneren Ende hin deutlich verbreitern, was mit Ausnahme des von mir (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903 a) beschriebenen zweiten Tracheenstammes von Chelifer bei diesen Gebilden überhaupt nicht beobachtet wird. Augenblicklich haben wir leider nur wenig faktische Daten zur Entscheidung der Frage, welches Organ sich verwandelnd

die uns interessierenden Gebilde lieferte, dennoch aber, scheint mir, gibt es einige, dabei sehr gewichtige Hinweise hierauf. Oben habe ich schon mehrmals die auffallende Uebereinstimmung der männlichen Genitalorgane von Chelifer mit denen von Thelyphonus betont. Diese Uebereinstimmung unterliegt gar keinem Zweifel. Dabei sahen wir, daß bei Thelyphonus in das Vestibulum (bei TARNANI „gemeinsame Höhlung") die Lungen münden. Die Stelle ihrer Einmündung in das Vestibulum fällt genau mit der Lage der zylindrischen Organe von Chelifer zusammen und unterscheidet sich von der Einmündungsstelle der Anhangsorgane von Chernes nur dadurch, daß letztere etwas mehr ins Innere des Körpers des Tieres hineingezogen ist. Diese Uebereinstimmung kann keine zufällige sein und ich glaube, das es nicht zu hypothetisch sein wird, wenn man die Vermutung ausspricht, daß die uns interessierenden Gebilde veränderte Lungen darstellen.

Hierfür spricht auch die Lage der Tracheenstigmen der Chelonethi. Wie ich es dargelegt habe (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903), liegen letztere auf dem ersten und dritten Segment des Abdomens. Die zylindrischen und tracheenförmigen Organe gehören aber gerade dem zweiten Segment an.

Somit können wir mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen, daß die Ahnen der Chelonethi außer den Tracheen noch Lungen auf dem zweiten Abdominalsegment besassen, ich gehe aber jetzt nicht näher auf diese Frage ein und wende mich zur Beschreibung des Begattungsaktes bei Chernes, um so einige unerklärt gebliebene Einzelheiten des Baues der uns interessierenden Organe noch begreiflicher zu machen.

Den Begattungsakt von Chernes gelang es mir, wie ich oben schon mehrmals erwähnte, oft zu beobachten, und dieser Umstand hat mir sehr stark geholfen, Klarheit in den Einzelheiten des Baues der männlichen Genitalorgane dieser Form zu gewinnen.

Eine Zeit lang (in den Jahren 1897—1901) erschien in dem Walde, wo ich mein Material sammelte, im Sommer unter der Rinde noch frischer Kiefernstümpfe (vom vorjährigen Hiebe) in riesiger Menge Chernes, besonders die große Art, die ich (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903c) als neu unter dem Namen Chernes multidentatus beschrieb. Da dieser Wald meinem Vater gehörte, so ist es begreiflich, daß die Kieferstümpfe mir vollkommen zur Verfügung standen und bei meinen Beobachtungen und beim Sammeln des Materials entrindete ich niemals alle Stümpfe eines gegebenen Hiebes, sondern trug im Gegenteil zuweilen selbst die Chernes von einem Stumpf auf den andern. So wußte ich immer, auf welchen Stümpfen ich Cherneskolonien hatte. Die Blüte der letzteren wurde bedeutend gefördert durch die Vermehrung unter der Rinde dieser Stümpfe von Larven der Rindenkäfer (Tomicus stenographus) und Bockkäfer (es

wurden auch zuweilen im Herbst speziell 2—3 Bäume umgehauen, um im nächsten Sommer Stümpfe zur Besiedelung mit Chernes zu haben) [1]).

Indem ich von solchen Stümpfen vorsichtig die von den genannten Larven stark unterfressene Rinde löste, konnte ich leicht, ohne die Chernes im geringsten zu stören, ihr ganzes Leben beobachten. (Viele dieser Beobachtungen fanden in meinen früheren Arbeiten Aufnahme.) Hierbei gelang es sehr oft zu beobachten, wie ihre Hochzeitsgebräuche beschaffen waren, bei denen die aktive Rolle, zu meinem Erstaunen, den Weibchen gehörte. Letztere sind bei unseren Tieren immer etwas größer als die Männchen. Vor der Begattung ergreifen die ersteren mit der einen Schere die Schere des Männchens, das sich hierbei, wie es scheint, durchaus nicht sicher fühlt. Seine andere Schere ist stark nach hinten gebogen und wird offenbar zur Verteidigung bereit gehalten.

Das Weibchen hält seine andere Schere auch an den Cephalothorax gedrückt. Nach einiger Zeit, wenn das Männchen sich scheinbar beruhigt hat, nähert sich das Weibchen ihm etwas und beginnt es mit den Klauen des vorderen Fußes in der Region der Genitalöffnung zu reizen. Vielleicht spielen hierbei die oben beschriebenen hellen Falten der Wände des Vestibulum eine große Rolle. Einige Zeit danach macht das Männchen einige konvulsive Bewegungen und drückt sein Abdomen fest an die Oberfläche des Baumstumpfes. Hiernach stößt das Weibchen das Männchen gleichsam fort, nimmt dann dessen Platz ein und drückt ebenfalls für einige Zeit sein Abdomen genau an der Stelle, wo es das Männchen tat, an die Stumpfoberfläche. Dabei läßt es das Männchen nicht frei, zuweilen halten sich sogar Männchen und Weibchen in diesem Moment gegenseitig mit den beiden Scheren. Nachdem das Weibchen sich so einige Zeit an dieser Stelle herumgedreht hat, beginnt es von neuem das Männchen mit dem Fuße zu reizen und so wiederholt sich der beschriebene Vorgang zuweilen mehrere Male. Als ich zum ersten Mal nur diese Bewegungen beobachtete, drängte sich mir von selbst folgende Erklärung derselben auf: das Weibchen reizt das Männchen, letzteres läßt sein Sperma austreten, welches das Weibchen mit Hilfe seines Genitaldeckels aufliest. Diese Erklärung bestätigte sich auch vollkommen, als ich danach die in diesem Moment konservierten Weibchen aufschnitt. Ihre Vagina erwies sich ganz angefüllt mit einer Menge von Spermatozoen, die weiter in die langen Receptacula seminis gepreßt wurden (siehe SCHTSCHELKANOWZEW, 1898).

Somit geht die Befruchtung der Weibchen bei Chernes ohne eine enge Berührung vor sich, was man natürlich auch erwarten mußte bei dem räuberischen, kannibalischen Charakter dieser Tiere. Die Spermatozoen treten offenbar in Häuf-

1) Daher wunderte es mich sehr, als TARNANI (1904) aus irgendeinem Grunde schloß, daß ich an Spiritusmaterial arbeitete. Im Gegenteil war ich durch frisches Material so verwöhnt, daß ich gar keinen Vorrat anlegte, worunter ich jetzt sehr zu leiden habe.

chen heraus, vermischt mit dem reichlichen Sekret der Nebendrüsen, und werden dann von dem Weibchen aufgesammelt.

Hierdurch werden auch alle die komplizierten Vorrichtungen des Endapparates der männlichen Genitalorgane erklärt. Alles ist so eingerichtet, um möglichst gut die Spermatozoen mit der Ausscheidung der Nebendrüsen zu vermischen und sie nach außen nicht als dünnflüssige, formlose Masse zu entlassen, sondern in Häufchen, die das Weibchen leicht auflesen kann.

Außer allem Zweifel steht es ebenso, daß auf diese Weise auch die Befruchtung der Weibchen bei Chelifer vor sich gehen muß. Aber bei dieser Form fehlen erstens jegliche Spuren irgendwelcher Tastanhängsel (Empfindungsanhängsel) an den Geschlechtsorganen, und zweitens gibt es keinerlei Vorrichtungen, die helfen würden, das Sperma periodisch, in geformten Häufchen auszustoßen. Diese beiden Mängel werden nun ohne Zweifel durch jene zwei oben erwähnten, nur Chelifer eigenen Eigentümlichkeit gut gemacht: durch die coxalen Tastsäcke (Gefühlssäcke) und die zylindrischen Organe. Die ersteren erscheinen am wahrscheinlichsten als Gefühlsorgan zur geschlechtlichen Reizung des Männchens durch das Weibchen, und die zylindrischen Organe bilden, indem sie sich aneinanderlegen, eine Rinne, durch die das Sperma an einer Stelle ausfließen wird, und nicht aus dem sackartigen Uterus masculinus und der breiten Genitalöffnung als formlose Masse zerfließen.

Die Form der Spermatozoen. Um nun die Beschreibung der Geschlechtsorgane abzuschließen, muß ich noch ein paar Worte über die Form der Spermatozoen selbst sagen. Eine genaue Beschreibung derselben und der Spermatogenese selbst verschiebe ich auf ein anderes Mal. Was aber ihr äußeres Aussehen anbelangt, haben sie beim Austritt aus der männlichen Genitalöffnung die Form von ovalen hellen Körpern ohne Schwanz. Im Innern dieser Körper liegt ein spiralig eingerolltes, sich stark färbendes Band (Textfig. 3). Ohne jetzt genauer darauf einzugehen, will ich nur sagen, daß dieser Zustand keine Unreifheit darstellt, wie ich früher glaubte (SCHTSCHELKANOWZEW, 1898), sondern im Gegenteil einen besonderen Zustand, den das Spermatozoon, das während der Entwicklung eine langausgezogene Form hat, erst nach der Reife erlangt. Das ist so zu sagen ein besonderer Zustand, den das Spermatozoon offenbar infolge der temporären erzwungenen Unbeweglichkeit beim Uebergange in die Vagina des Weibchens annimmt. Augenblicklich besitze ich eine volle Serie von Veränderungen (Textfig. 3), welche hierbei das reife

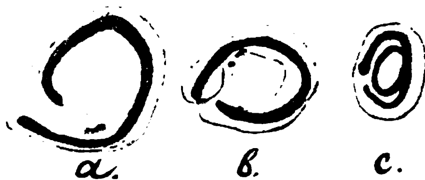


Fig. 3. Spermatozoen von Chelifer. Vergr. Komp.-Ok. 4, hom. Imm. 1/12.

Spermatozoon zu erleiden hat; sie setzt uns durch ihre Einfachheit und Klarheit in Erstaunen, aber ihre Beschreibung verschiebe ich für eine spätere Arbeit.

Indem ich hiermit die Beschreibung des Endapparates der männlichen Genitalorgane beende, wird es von Nutzen sein, alles das oben Gesagte in einzelne Thesen zusammenzufassen.

1) Der Endapparat der männlichen Genitalorgane von Chelifer bietet Züge von überraschender Uebereinstimmung mit denen von Thelyphonus, wie sie von TARNANI und BÖRNER beschrieben wurden.

2) Er besteht aus drei Abteilungen: dem Vestibulum = dem gemeinsamen Hohlraum nach TARNANI oder dem hinteren Abteil des Uterus externus nach BÖRNER; dem mittleren Teil (Uterus masculinus) = Uterus masculinus von Thelyphonus nach TARNANI oder größeres vorderes Abteil des Uterus externus nach BÖRNER; dem dritten inneren Teil (Uterus internus) = Uterus internus von Thelyphonus nach TARNANI und BÖRNER.

3) Die zylindrischen Organe des Vestibulum (rams'-horn shaped-bodies von WITH, 1909) von Chelifer stellen am wahrscheinlichsten die veränderten Anlagen von Lungen des dritten Abdominalsegments dar und dienen zur Auslassung des Samens in regelmäßigen, geformten Klümpchen an bestimmter Stelle.

4) Die Coxalsäcke des vierten Beinpaares von Chelifer erscheinen nach ihrem Bau als Gefühlsorgane und dienen am wahrscheinlichsten zur geschlechtlichen Reizung des Männchens.

5) Der Endapparat der männlichen Genitalorgane von Chernes besteht aus denselben drei Abteilungen, wie bei Chelifer. Das Vestibulum ist verengt und in die Breite gezogen; der Uterus masculinus hat sich in ein enges Chitinrohr verwandelt (Kopulationsorgan bei KRONENBERG, 1888); der Uterus internus mit der vorhergehenden Abteilung bildet eine sehr vollkommene Pumpe zur Einsaugung des Sekrets der Nebendrüsen in das Innere des Hodens und zur Auspumpung des Sperma aus den Testikeln.

6) Die tracheenförmigen Anhangsorgane des Vestibulum sind den zylindrischen Organen von Chelifer homolog und erscheinen am ehesten als Rudimente der Lungen des dritten Segments.

7) Das Sekret der Nebendrüsen hat dieselbe Bedeutung, wie das Sekret der Prostata bei den Säugetieren; die Spermatozoen gelangen nur mit ihm gemischt nach außen.

8) Der Befruchtungsakt erfolgt ohne enge Berührung. Das Männchen entläßt den Samen in Form regelmäßiger, geformter Häufchen nach außen, die das Weibchen mit Hilfe seines Genitaldeckels aufnimmt.

9) Der Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane und ihrer Anhangsteile stellt die Chelonethi unter allen übrigen Archnoideen am nächsten zu den Pedipalpen.

Einige allgemeine Betrachtungen über die systematische Einteilung der Arachniden.

Die Klasse der Arachniden stellt, ungeachtet der Verschiedenheit der äußeren Form und ziemlich bedeutenden Unterschiede im Bau einzelner Organe, eine sehr gleichartige Gruppe dar.

Die Verschiedenheit in der äußeren Form läßt sich hauptsächlich auf die Verschiedenheit im Bau der Extremitäten zurückführen, was oft von rein funktionellen Ursachen abhängt, und ferner wird diese Verschiedenheit auch durch die Unterschiede in der Gliederung des Cephalothorax und des Abdomens und in der Form des letzteren ausgedrückt. Diese letzteren Unterschiede, die offenbar als ursprünglichere erscheinen, geben auch hauptsächlich die Unterlage bei der Einteilung dieser Klasse in kleinere Gruppen. Die Unterschiede im Bau der inneren Organe einerseits, wie z. B. im Nervensystem, können im allgemeinen auf einen verschiedenen Grad der Konzentration zurückgeführt werden, und andererseits, wie z. B. bei den Atmungsorganen, erscheinen sie offenbar nicht wichtig in dem Sinne, daß verschiedene Formen dieser Organe bei ein und denselben Formen nebeneinander gefunden werden.

In Rücksicht auf alles dieses erscheint eine Einteilung unserer Klasse in kleinere Gruppen sehr erschwert, und man kann sagen, daß es bisher nicht gelungen ist, eine natürliche Einteilung dieser Klasse zu geben.

Indem ich diese Schwierigkeiten sehr wohl erkenne, will ich hier auch gar keine abgeschlossene Einteilung der Spinnenartigen geben. Hierzu fehlt meiner Ansicht nach noch das erforderliche Material. Es ist z. B. fast ganz unbekannt der Bau vieler interessanter Gruppen, wie z. B. von Meridogastra, und zweitens verlangen selbst besser untersuchte Gruppen, wie die Solifugae, eine neue Bearbeitung hauptsächlich nach der Schnittmethode.

Weiter unten will ich versuchen nur mit Hilfe einer Analyse einiger Einteilungen, die in neuester Zeit gegeben wurden, der Entscheidung dieser Frage näher zu treten und auf den Forschungen anderer Autoren und meinen eigenen fußend, das vorläufige Schema für die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen Ordnungen der Spinnenartigen zu entwerfen, welches, wie mir scheint, in Zukunft als Grundlage für eine natürliche Einteilung unserer Tiergruppe dienen wird.

Die älteren Autoren teilten die Klasse der Spinnenartigen gewöhnlich in zwei Unterklassen ein: Sphaerogastres und Arthrogastres; so verführerisch

eine derartige Einteilung ist in ihrer Einfachheit und Anschaulichkeit, so kann sie dennoch bei unseren heutigen Kenntnissen natürlich nicht als Grundlage zur systematischen Einteilung der uns interessierenden Klasse dienen. Im Hinblick hierauf bleibe ich nicht bei den alten Einteilungen stehen und beginne mit der Betrachtung der Einteilung nach RAY-LANKASTER, welche einerseits, besonders in England, sich einer großen Verbreitung erfreut, andererseits gerade in verhältnismäßig nicht lange zurückliegender Zeit vom Autor selbst mit besonderer Anschaulichkeit und Genauigkeit dargelegt wurde (RAY-LANKASTER, 1904).

RAY-LANKASTER erweitert ungeheuer den Rahmen der Klasse der Arachnida, indem er als besondere Gruppe (Grade Anomomeristica) dazu auch die Trilobiten zieht. Es steht außer allem Zweifel, daß man sich hiermit nicht einverstanden erklären kann. Hier ist nicht der Ort, die Frage von der Verwandtschaft der Trilobiten mit den Arachniden zu erörtern, da hierzu viel mehr Raum erforderlich wäre; aber wenn auch eine solche Verwandtschaft erwiesen wäre, so könnten die Trilobiten höchstens eine den Arachniden benachbarte Klasse vorstellen. Unter die Bestimmung der letzteren können sie sogar in der Art, wie es RAY-LANKASTER selbst getan, durchaus nicht untergebracht werden. Dasselbe muß man auch hinsichtlich der Pantopoda sagen, welche der genannte Autor ebenso als besondere Unterklasse hierher zieht, in der zweiten Gruppe der Nomomeristica.

Indem ich hierauf nicht näher eingehe, gehen wir zur Unterklasse der Euarachnida über, zu denen nach dem genannten Autor einerseits die Xiphosura und Gigantostraca (Grad Delobranchia), andererseits alle die Formen gezogen werden, die gewöhnlich die Klasse der Spinnenartigen bilden (Grad Embolobranchia).

Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich nur auf die Einteilung der zweiten Gruppe — der Embolobranchia, doch halte ich es für angebracht, eine Bemerkung in Anlaß einer so engen Annäherung der Arachnida an die Xiphosura überhaupt zu machen.

Diese Annäherung wird augenblicklich durch eine ganze Reihe von anatomischen und embryologischen Daten bestätigt, und man kann es kaum bestreiten, daß eine Verwandtschaft zwischen diesen Formen besteht. Dessen ungeachtet aber kann man gegen eine so enge Annäherung protestieren, da sie hauptsächlich auf der heute herrschenden Ueberzeugung beruht, daß eine unmittelbare Verwandlung der Kiemenlamellen von Limulus-artigen Tieren in die sogenannten Lungenblättchen der Spinnenartigen möglich ist.

Nach meiner Ueberzeugung aber erscheint dieses aus folgenden Gründen absolut unmöglich. Seit dem Erscheinen der Arbeit von MAC LEOD (1884) ist es nämlich üblich, die Lungen der Spinnenartigen als eine Reihe von Blättchen zu betrachten,

die in das Innere der allgemeinen Atemhöhlung hineinragen; aber es ist leicht zu ersehen, daß in der Tat die Sache nicht so liegt. An dem Präparate der Lunge eines Skorpions, die in Aetzkali gekocht war (Textfig. 4), ist klar zu sehen, daß die Lunge aus einer anfänglichen breiten Kammer oder einem Stamme besteht, von dessen einer Wand, und zwar der oberen vorderen, ein Büschel flacher Auswüchse ausgeht, wie das schon die alten Autoren LEUCKART (1848) und BERTKAU (1872) beschrieben. Wenn man die Lunge des Skorpions mit der von mir (SCHTSCHELKANOWZEW, 1903) beschriebenen zweiten Trachee von Chelifer (Textfig. 5) vergleicht, so ist leicht zu ersehen, daß der Unterschied nur darin besteht, daß bei ersterem von dem gemeinsamen Stamm eine Menge flacher, in die Breite gezogener und stark abgeflachter Säckchen ausgehen, beim letzteren aber ein Büschel dünner, runder Röhrchen. Daß sich dieses in der Tat so verhält, wird auch aus den Querschnitten



Fig. 4.

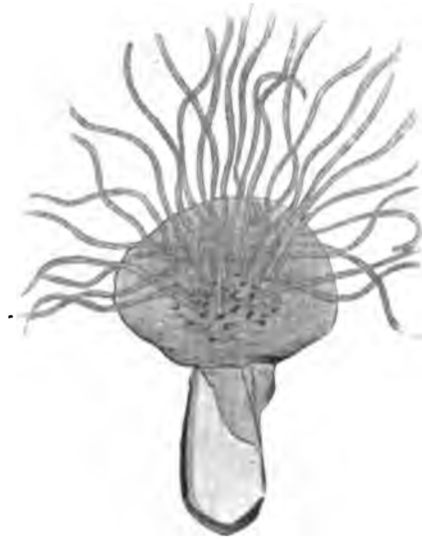


Fig. 5.

Fig. 4. Fächertrachea von Androctonus sp. Aetzkalipräparat. Vergr. Mikr. ZEISS, Ok. 2, Obj. B, Verkl. auf $^1/_8$ beim Zinkographieren.

Fig. 5. Zweite Trachea von Chelifer cancroides L. (Etwas schematisch aus SCHTSCHELKANOWZEW 1903a, Taf. III, Fig. 66).

durch die Lunge eines Skorpions oder von Spinnen klar. An solchen Schnitten sieht man, daß das, was gewöhnlich als Lungenblättchen bezeichnet wird, in Wirklichkeit die Wände zweier benachbarter flacher Auswüchse der Lunge vorstellt. Jeder derartige flache Auswuchs ist von außen mit eigenem Hypoderm bekleidet, wie das auch BÖRNER (1904) zeigte, und zwischen den Wänden zweier benachbarter Auswüchse befinden sich die bekannten „Stützbalken", gewöhnlich aus zwei Zellen bestehend.

Wenn wir nun einen Querschnitt durch die Kiemenblättchen irgendeines Krebsartigen (darunter natürlich auch eines Limulus) machen, so erhalten wir ein

vollkommen umgekehrtes Bild. Wir erblicken eine Reihe von Querschnitten durch flache Säcke, bei denen jedoch das Hypoderm innen und die Chitinhülle außen sein wird. Das Kiemenblättchen bildet also einen Auswuchs nach außen, entweder der Wand des Fußes oder der Körperwand.

Somit können wir uns die Entstehung der Lunge aus Kiemenblättchen nur so vorstellen, daß die letzteren sich ins Körperinnere umstülpen, aber eine solche Umstülpung konnte, wie das sehr scharfsinnig SCHIMKEWITSCH (1906) nachwies, nicht statthaben.

Wenn wir noch hinzufügen, daß nach den Beobachtungen des letzten Autors, der die Entwicklung der „Lunge" und der Tracheen bei Spinnen untersuchte, JANEKS (1909), die einen wie die anderen sich vollkommen gleich entwickeln, nämlich so, wie sich Tracheen überhaupt entwickeln, so können wir mit vollem Recht behaupten, daß zwischen den Lungen der Spinnenartigen und den Kiemenblättchen von Limulus eine große Kluft liegt, und daß die Entstehung der ersteren aus den letzteren bei weitem nicht bewiesen ist; viel wahrscheinlicher ist die Anschauung der älteren Autoren, welche die Lunge eine Fächertrachea nannten.

Zieht man dieses alles in Betracht, so glaube ich, hat man, wenn man auch auf Grund anderer anatomischer Merkmale ein Verwandtschaftsband zwischen den Xiphosura und Spinnenartigen anerkennt, zur Vereinigung derselben in einer Klasse dennoch keine Veranlassung.

Gehen wir jetzt zu unserer direkten Aufgabe über, zur Betrachtung der Einteilung der eigentlichen Spinnenartigen (Embolobranchia R.-L.), so sehen wir, daß RAY-LANKASTER alle Ordnungen, die er hierher stellt, — ohne bei der Klarstellung der Wechselbeziehungen unter denselben sich aufzuhalten — in zwei Gruppen teilt: Pectinifera, wohin nur die Skorpionen gehören, und Epectinata, wo einfach der Reihe nach die übrigen Ordnungen aufgezählt werden.

In dieser Beziehung verdient mehr Aufmerksamkeit die Einteilung von POCOCK (1893), der ebenso die Klasse der Arachnida (im wahren Sinne dieses Wortes) in zwei Unterklassen teilt, die den Gruppen von RAY-LANKASTER analog sind. Aber POCOCK versucht außerdem auch seine zweite Unterklasse Lipoctena in größere Gruppen einzuteilen: Caulogastra (Pedipalpi und Araneae), Mycetophora (Solifugae) und Holosomata (Pseudoscorpiones, Phalangides, Acarina.

Da aber diese Einteilung teilweise von BÖRNER (1904) angenommen ist, teilweise von ihm verbessert und ergänzt wurde, so wollen wir uns nur mit dem System dieses letzteren Autors beschäftigen.

BÖRNER übernimmt die von POCOCK gemachte Einteilung der Klasse der Spinnenartigen in zwei Unterklassen, indem er nur die mißlungene Bezeichnung

Ctenophora Poc. in Cleidophora ändert, und darin hat er entschieden Recht.

Die Unterklasse Lipoctena Poc., die alle übrigen Spinnenartigen, mit Ausnahme von Skorpionon umfaßt, teilt BÖRNER in zwei Ordnungen: Patellata und Haplocnemata, auf Grund dessen, daß bei den einen Spinnenartigen die Tibia der Füße in zwei Glieder geteilt ist, bei den andern aber der Femur. Ich glaube, daß man mit einer solchen Einteilung aus zwei Gründen nicht einverstanden sein kann: erstens ist bei den Spinnenartigen die Gliederung der Füße ein sehr unbeständiges Merkmal; diese oder jene Gliederung der Füße hängt hier ausschließlich von ihrer Funktion ab, und zweitens haben wir unter den Chelonethi gerade Formen, bei denen sowohl eine Teilung des Schenkels, wie bei Chernes und Chelifer, wie auch eine Teilung der Tibia vorkommt, wie bei Garypus, d. h. wir haben in letzterem Falle eine richtige Patella[1]).

Somit kann ich mich durchaus nicht mit der Einteilung der Unterklasse Lipoctena in Patellata und Haplocnemata einverstanden erklären. Als Resultat einer solchen Einteilung ergab sich denn auch eine so unnatürliche Vereinigung der Solifugae und Chelonethi zu einer Gruppe. Es steht außer allem Zweifel, wie ich oben gezeigt habe, daß die Chelonethi am nächsten der Unterordnung der Urotricha R.-L. (Holopeltidia C. B.) stehen. Für diese Verwandtschaft spricht außer der überraschenden Uebereinstimmung im Bau der äußeren Teile der männlichen Geschlechtsorgane (Chelifer) ebenso der ähnliche Bau der Sternalseite des Cephalothorax und besonders der Bau der Coxalglieder der Pedipalpen, die sich unter dem Rostrum vereinigen, ferner die gleiche Zahl der Abdominalglieder (nämlich 11, während bei den Solifugae auch das Rostrum frei ist, und die Zahl der Abdominalglieder 10 beträgt), die Befestigung der dorsoventralen Muskel mit ihrem unteren Ende am Endosternit (siehe BÖRNER 1904 und SCHTSCHELKANOWZEW 1903), die Bildung eines großen Genitaldeckels

1) Ich bin durchaus nicht mit BÖRNER einverstanden (BÖRNER, 1903), daß das 3. und 4. Paar der Extremitäten (1. und 2. Beinpaar) von Garypus einen den entsprechenden Füßen von Chernes und Chelifer ähnlichen Schenkel mit zwei Gliedern besitzen (oder — wenn man sich an SIMONS (1876) Terminologie hält — einen zweiten Trochanter). Im Gegenteil erscheint meiner Ansicht nach bei Garypus zweifellos die Tibia zweigliedrig. Als Begründung dienen folgende Tatsachen: 1) bei Chernes und Chelifer besteht zwischen dem Schenkel und der Tibia des 3. und 4. Extremitätenpaares kein eigentliches Scharniergelenk, sondern ein Mittelding zwischen diesem und einem klappenartigen (Syndocsis) Gelenk; genau solch eines haben wir auch zwischen dem Schenkel von Garypus und seiner ersten Tibia (zweiter Schenkel nach BÖRNER); 2) der Beugemuskel der Krallen (Flexor unguiculorum seu praetarsi) bei Chernes und Chelifer beginnt nie am Schenkel, sondern am proximalen Ende der Tibia; bei Garypus beginnt er eben in dem Gliede, welches BÖRNER irrtümlich für einen zweiten Schenkel hält, das aber in Wirklichkeit die erste Tibia ist. (Genaueres über die Muskeln und Gelenke bei den Chelonethi siehe bei SCHTSCHELKANOWZEW, 1903a.) Bei den Thelyphoniden nimmt, wie BÖRNER selbst beschreibt, der Flexor praetarsi seinen Anfang im Innern der Patella, d. h. im Innern der Tibia I. In Rücksicht auf alles dieses besitzt Garypus ohne Zweifel eine echte Patella.

durch den Sterniten des zweiten Abdominalgliedes und eine ganze Reihe anderer Merkmale. Es versteht sich von selbst daß diese Züge der Aehnlichkeit nicht so weit gehen, um in einer Ordnung die Urotricha und Chelonethi zu vereinigen oder gar diesen Gruppen eine größere genetische Verwandtschaft zuzuschreiben, aber nichtsdestoweniger besteht kein Zweifel, daß unter den Spinnenartigen die Chelonethi den Thelyphonen am nächsten stehen. Es ist bemerkenswert, daß sogar ihre Weibchen ihre Eier in gleicher Weise auf der Bauchseite des Körpers neben den Genitalorganen in einem besonderen Beutel bis zum Auskriechen der Embryonen tragen (siehe SCHTSCHELKANOWZEW 1898 und TARNANI 1904).

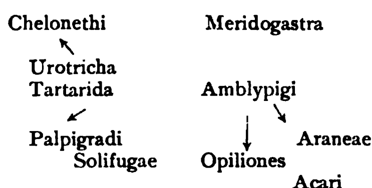
Als Ergänzung zu allen diesen Zügen der Uebereinstimmung kann man noch auf die Aehnlichkeit der obenerwähnten zweiten Trachee von Chelifer mit der fächerförmigen Trachee hinweisen, während die röhrenförmigen, verzweigten Tracheen der Solifugae unter den Atmungsorganen aller Spinnenartigen nur Aehnlichkeitszüge mit den Tracheen der Opilionen aufweisen.

Auf Grund alles dieses halte ich es für ganz unmöglich, die Solifugae und Chelonethi in einer Gruppe zu vereinigen und letztere Gruppe den übrigen Lipoctena gegenüber zu stellen. Es steht außer allem Zweifel, daß die Solifugae nach dem Bau ihrer Tracheen, der Zahl der Abdominalglieder und teilweise nach der Lage ihrer Genitalöffnung viel näher zu den erwähnten Weberknechten (Opiliones) stehen. Aber auch diese Aehnlichkeit ist natürlich zu gering, um diese zwei Ordnungen in einer Gruppe zu vereinen und sie anderen Formen gegenüber zu stellen, und um so mehr, als die Opilionen nach der paläontologischen Arbeit von POCOCK (1902) einen deutlichen Zusammenhang mit den Amblyphygi aufweisen. In Rücksicht auf alles dieses glaube ich, wie ich schon oben zeigte, ist die Zeit noch nicht gekommen, eine mehr oder weniger natürliche Gruppierung der Ordnungen der Lipoctena zu geben. Dagegen aber wurden, wie schon sehr richtig in seiner erschöpfenden Arbeit BÖRNER (1904) nachwies, zwei Umstände klarer: einerseits der Polymorphismus der Ausgangsgruppe, von welcher die heutigen Spinnenartigen herstammen (bei BÖRNER ist dieses freilich nur hinsichtlich der Vorfahren der Pedipalpi gesagt, da aber diese polymorphe Gruppe ohne Zweifel den Ursprung für alle Lipoctena hergab, kann man die Behauptung in meinem Sinne erweitern), andererseits die zentrale Stellung der Ordnung Pedipalpi LATR. unter den zeitgenössischen Spinnenartigen, wenigstens in der Unterklasse der Lipoctena.

Hinsichtlich dieser grundlegenden Schlüsse BÖRNERs stimme ich vollkommen mit ihm überein, trotz der zahlreichen Nichtübereinstimmungen in den Einzelheiten, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht.

Die zentrale Stellung der Pedipalpen wird wahrscheinlich hauptsächlich

dadurch bedingt, daß sie am meisten die allgemeinen Züge mit den Sammelgruppen der alten Spinnenartigen, den Vorfahren der heutigen, bewahren. Mittelst ihrer Unterordnung der Amblyphygi äußern sie, wie längst bekannt, ihre enge Beziehung zur Ordnung der Araneae und höchstwahrscheinlich (siehe oben) auch zu den Opilionen. An die Gruppe der Urotricha R.-L. oder an die Thelyphonen schließen sich eng die Chelonethi an und endlich wird die von BÖRNER (1904) klargestellte große Verwandtschaft der Schizopeltidia C. B. mit den Palpigradi THOR. vielleicht erlauben, eine gewisse Brücke zu den Solifugae hinüber zu schlagen. Vollkommen unklar bleiben für mich einstweilen nur die Beziehungen der Meridogastra zu den übrigen Gruppen. Diese selbstverständlich kaum angedeuteten Wechselbeziehungen der verschiedenen Gruppen der Spinnenartigen erlaube ich mir denn auch durch das beifolgende graphische Schema zu ordnen, indem ich aber hinzufüge, daß dieses Schema



nicht als Ausdruck des genetischen Zusammenhanges im Sinne der Entstehung der verschiedenen Ordnungen aus den Pedipalpi aufzufassen ist. Ich bin sehr weit davon entfernt, einen solchen, vom heutigen Standpunkte aus unmöglichen Schluß zu ziehen. Dieses Schema soll nur ein sehr schematischer und wahrscheinlich noch sehr bedeutenden Abänderungen unterliegender Ausdruck der morphologischen Uebereinstimmung (Aehnlichkeit) sein, die unter den zeitgenössischen Gruppen der Spinnenartigen beobachtet wird und die uns einen gewissen Begriff davon gibt, wie die Sammelgruppe der Vorfahren der heutigen Lipoctena beschaffen war.

Zum Schlusse halte ich es für eine angenehme Pflicht, zu sagen, daß es mir eine besondere Freude ist, diese Arbeit, welche als Schlußkapitel meiner langjährigen Studien über den Bau der Chelonethi erscheint, dem hochverehrten Geh.-Rat Prof. RICHARD HERTWIG widmen zu können, dem ich so viel in der Vollendung meiner zoologischen Bildung verdanke. Die Zeit, die ich in seinem Laboratorium verbrachte, wird für immer in meinem Leben eine der schönsten Erinnerungen bleiben. Möge ihm noch für viele Jahre Gesundheit und Kraft beschert sein, zum Nutzen der Wissenschaft!

Warschau, August 1909.

Literaturverzeichnis.

1848 LEUCKART, Ueber Bau und Bedeutung der sogenannten Lungen der Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 1.
1855 MENGE, Ueber die Scherenspinnen (Chernetidae). Neueste Schriften d. Naturf. Gesellsch. in Danzig, Bd. 6.
1872 BERTEAU, Ueber Respirationsorgane der Araneen. Arch. f. Naturg., Bd. 38.
1879 SIMON, Les Arachnides de France, T. 7, Paris.
1884 MACLEOD, Recherches sur la structure etc. Arch. d. Biol., T. 5, Fasc. 1.
1888 KRONENBERG, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Pseudoskorpione. Bull. de la Soc. Imp. de Nat. de Moscou.
1889 TARNANI, Die Genitalorgane der Thelyphonen. Biol. Zentralbl., Bd. 9.
1893 BERNARD, Notes on the Chernetidae. Journ. Linn. Soc. Zool., Vol. 24.
1893 POCOCK, On some points in the Morph. etc. Ann. Mag. Nat. Hist., 6. Ser., Vol. 11.
1898 SCHTSCHELKANOWZEW, Bau der weiblichen Genitalorgane der Pseudoskorpionen. Nachrichten der Gesellschaft d. Liebhaber d. Naturw., Bd. 86. (Russisch.)
1899 SUPINO, Osservazioni sopra l'anat. degli Pseudoscorpioni. Atti della Reale Accad. dei Lincei, Vol. 8.
1902 POCOCK, Eophrynus and etc. Geolog. Magaz., Decade 4, Vol. 9. (Zitiert nach BÖRNER 1904.)
1903 BÖRNER, Beingliederung der Arthropoden. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin.
1903 a SCHTSCHELKANOWZEW, Materialien zur Anatomie der Pseudoskorpione. Gelehrte Schriften d. Moskauer Universität, Naturwissensch. Abt. (Russisch, ausführliche Arbeit.)
1903 b —, Beiträge zur Kenntnis der Segmentierung und des Körperbaues der Pseudoskorpione. Zool. Anz., Bd. 26. (Ein Auszug aus der vorigen.)
1903 c —, Chernes multidentatus n. sp. Ebenda.
1904 BÖRNER, Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Heft 42.
1904 RAY-LANKASTER, The structure and classif. of the Arthrop. Quarterly Journ., Vol. 47, 48.
1904 TARNANI, Anatomie de Thelyphonus caudatus (L). Supplément du 16e Vol. des Mémoires de l'Instit. Agronomique et Forestier à Novo-Alexandr. (Russisch.)
1906 SCHIMKEWITSCH, Ueber die Entwicklung von Thelyphonus caudatus (L.) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 81.
1906 WITH, Chelonethi. Mémoires de l'Acad. Royale des Sciences et des Lettr. de Danemark, Copenhague, 7e Serie, Sect. des Sc., T. 3, No. 1.
1909 JANECK, Die Entwicklung der Blättertracheen. Jenaische Zeitschr., N. F. Bd. 24.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Alle Figuren sind vom Autor mit dem Mikroskop Zeiss und Zeichnungsapparat nach ABBE gezeichnet. Die angewendeten Bezeichnungen bedeuten:

ap.a = Apodeme der vorderen Wand des Vestibulum von Chernes.
ap.l = Seitenapodem uteri masculini von Chernes.
cx^4 = Coxae des 4. Beinpaares.
fl = Apodem der hinteren Wand des Vestibulum von Chernes.
ia, ma, pt = Apodeme der hinteren Wand des Uterus masculinus von Chelifer.

m^1, m^2, m^3	= Muskeln (nähere Bezeichnung siehe im Text).
o	= Aeußere Oeffnung der Genitalorgane.
o.i	= Oeffnung aus dem Vestibulum in Uterus masculinus.
op.a	= Vorderes Genitaloperculum.
op.p	= Hinteres Genitaloperculum.
o.pr	= Oeffnung der Nebendrüsen.
pr	= Nebendrüsen.
r	= Rinne auf der oberen Wand des Uterus masculinus.
T	= Testiculum.
tr	= Tracheen.
u.i	= Uterus internus.
u.m	= Uterus masculinus.
v	= Vestibulum.
v.d	= Vasa deferentia.
v.f	= Falte zwischen Vestibulum und Uterus masculinus.
vs^1, vs^2	= Untere und obere Samenblasen.
z.o	= Zylindrische Organe.

Fig. 1. Uterus masculinus von Chelifer von hinten. Vergr. Ok. 3, Obj. B.

Fig. 2. Derselbe von oben. Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 3. Querschnitt durch die Genitalorgane von Chelifer (etwas schräg). Vergr. Ok. 3, Obj. B.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Mitte der Genitalorgane von Chelifer. Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 5. Wie Fig. 4, aber weiter seitwärts. Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 6. Wie Fig. 3, zwei Schnitte nach vorn. Vergr. Ok. 3, Obj. B.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Genitalorgane von Chernes cimicoides. Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 8. Querschnitt durch die Genitalgegend von Chernes cimicoides F. Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 9. Vestibulum, Zylinderorgan und Trachee von Chernes multidentatus mihi. (Alkalipräparat.) Vergr. Ok. 3, Obj. B.

Fig. 10. Genitalorgane (äußere) von Chernes multidentatus mihi. (Alkalipräparat.) Vergr. Ok. 2, Obj. D.

Fig. 11. Ein Härchen aus dem Coxalsack von Chelifer (Schnitt). Vergr. Ok. 3, Hom. Imm. $^1/_{12}$.

Festsc

Schts

II.

Beiträge zur Kenntnis der Dalyelliiden und Umagilliden.

Von

Bruno Wahl,
Wien.

Mit Tafel 2 und 1 Textfigur.

I. Ueber die Epithelverhältnisse im Pharynx doliiformis.

In den Jahren 1906 und 1909 habe ich für eine Reihe parasitischer Dalyelliidenarten beschrieben, daß das Pharynxepithel derselben ein ganz eigenartiges Verhalten zeigt, wie es bereits seinerzeit von A. LANG (12, p. 109) für *Graffilla parasitica* CZERN. beschrieben worden war. Ich selbst (20, p. 436, 451, 452 u. 462; 21, p. 950 u. 962) habe diesen Bau des Pharynx beobachtet und besprochen außer bei der genannten Art noch bei *Anoplodium parasita* ANT. SCHN., *Anoplodium parasita* var. *pusillum* (MONT.), *Anoplodium gracile* WAHL, *Graffilla muricicola* JHER., *Paravortex scorbiculariae* (GRAFF), *Syndesmis echinorum* FRANÇ. und bei *Umagilla forskalensis* WAHL; außerdem findet sich noch eine Anmerkung bei A. LUTHER (13, p. 51), worin derselbe auf Grund einer Untersuchung von *Dalyellia (Vortex) penicilla* BRAUN angibt, „daß die sogenannten Speicheldrüsen (vgl. z. B. v. GRAFF, l. c. Taf. 12, Fig. 15 *sp*) der Vortex-Arten, die in den Oesophagus münden sollen, gar keine Drüsen darstellen, sondern die eingesenkten, kernführenden Zelleiber des kernlosen inneren Pharynxepithels sind". Der Ansicht LUTHERS hat sich endlich noch HOFSTEN (11) angeschlossen.

Bisher war mit den angeführten Ausnahmen das Pharynxepithel als kernlos, und häufig als in Längsfalten gelegt und cuticulaähnlich beschrieben worden, aber mit Recht bemerkt bereits v. GRAFF (7, p. 2106), daß es sich in den letzteren Fällen jedenfalls um jene eigentümliche Form von Epithelzellen handeln werde, wie sie von mir für die oben zitierten parasitischen Dalyelliiden beschrieben worden ist, und v. GRAFF (7, p. 2107) sagt weiterhin, daß es kein Zweifel sei, daß die Elemente des Kropfes häufig, sei es als Speicheldrüsen, sei es als Oesophaguszellen, beschrieben worden sind.

Ich hielt es für angezeigt, dem Bau des Pharynxepithels noch weiter mein Augenmerk zuzuwenden, und habe daher eine Anzahl von Dalyelliiden, sowie einige verwandte Gattungen daraufhin untersucht. Das Material zur vorliegenden Arbeit wurde mir in freundlichster Weise überlassen, und zwar: von Herrn Hofrat L. v. GRAFF Schnitte durch *Syndesmis echinorum* FRANÇOIS, *Collastoma monorchis* DÖRLER und Material von *Urastoma cyprinae* (GRAFF); von Herrn

Dr. ALEX. LUTHER Material von *Dalyellia penicilla* BRAUN, *Dalyellia armigera* O. SCHM., *Jensenia (= Castrella) truncata* EHBG., und *Syndesmis echinorum* FRANÇOIS; von Herrn Professor SEKERA Material von *Dalyellia viridis* (G. SHAW), *Dalyellia penicilla* BRAUN und *Dalyellia rubra* FUHRMANN. Die Speciesbestimmung des übersandten Materials stammt ebenfalls von den genannten Herren. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, den drei Herren für ihre Liebenswürdigkeit zu danken. Außerdem wurden auch noch *Collastoma minuta* WAHL und insbesondere *Phaenocora (= Derostoma) unipunctata* OE. untersucht, welche ich vor einigen Jahren bei Neapel bezw. Graz gesammelt habe.

Die Untersuchung ergab bei allen genannten Arten, daß der Pharynx durchweg den prinzipiell gleichen Bau des Epithels besitzt, daß nämlich innerhalb des tonnenförmigen Pharynxbulbus nur das vordere kernlose Ende der Epithelzellen liegt, das sich durch die ganze Länge des Pharynx erstreckt, und dadurch oft auf Längsschnitten ein eigentümlich gestreiftes Aussehen des Pharynxepithels vortäuscht, wogegen die hinteren kernführenden Teile der Pharynxepithelzellen sich mehr oder minder kropfartig dem hinteren Ende des Pharynx anschließen, aber bisher meist nicht als Teile der Pharynxepithelzellen erkannt worden sind.

Bei *Phaenocora salinarum* GRAFF hat letzterer Autor seinerzeit vermutet, daß sie einen Pharynx variabilis habe (4, p. 369, 370), doch hat ebenderselbe später (7, p. 2108) bemerkt, daß es sich hierbei doch bloß um eine Modifikation des Pharynx doliiformis handeln dürfte. Ueber diese Form müßte eine Untersuchung erst Aufschluß geben, und müssen wir selbe einstweilen von der Diskussion zurückstellen.

Von *Phaenocora unipunctata* OE. hat LIPPITSCH (13, p. 153) bereits mitgeteilt, daß er sparsam verteilte elliptische Kerne im Pharynxepithel gefunden habe; dies kann ich bestätigen und möchte es damit erklären, daß einzelne der Pharynxepithelzellen nicht die volle Länge der übrigen erreichen, sondern kürzer bleiben, wodurch ihr kernführender Teil noch in die Bekleidung des Lumens des muskulösen Pharynx zu liegen kommt, oder dadurch, daß der Kern einzelner Zellen nicht in deren hinterstem Abschnitte liegt, sondern sich etwas weiter nach vorne verschoben hat; die erstere Erklärungsweise erscheint mir wahrscheinlicher. Die Mehrzahl der Pharynxepithelzellen ist viel länger, und kann man außer ihrem im Pharynxlumen gelegenen Abschnitte (siehe Taf. 2, Fig. 1 *Pe*) noch zwei weitere erkennen, deren ersterer am Hinterende des muskulösen Pharynx sich nach außen umbiegt, und mit dem Hinterrand des Pharynxbulbus eng verwachsen ist (*Pe'*), wogegen der letzte Abschnitt dieser Zellen wieder nach innen sich umschlägt (*Pe''*) und endlich an einer ziemlich scharfen Kante in die eigentlichen Darmzellen (*Da*) übergeht; das Darmepithel zeigt eine ganz andere histologische Beschaffenheit als die Pharynxepithelzellen, wogegen die drei oben beschriebenen Abschnitte

der letzteren ein untereinander gleichartiges Verhalten hinsichtlich ihres plasmatischen Baues aufweisen. Die Zellkerne liegen meist in den letzten, nach innen umgeschlagenen Teilen der Pharynxepithelzellen. Durch den erst nach außen geschlagenen zweiten Abschnitt und den nach innen geschlagenen dritten Abschnitt dieser Epithelzellen wird ein eigener Raum abgegrenzt, welcher den Uebergang vom Pharynxlumen in das Darmlumen vermittelt, aber nicht als Oesophagus betrachtet werden kann, wie dies FUHRMANN (3, p. 275) getan hat, da die zugehörigen Zellelemente nur Teile des Pharynxepithels sind. Bei *Phaenocora unipunctata* bilden also die Hinterenden der Pharynxepithelzellen zwar nicht einen eigentlichen Kropf, wie ich einen solchen von den parasitischen Dalyelliiden beschrieben habe, doch ist die hinter dem Pharynx gelegene, vor dem Darmanfange eingeschaltete „innere Pharyngealtasche", bezw. deren epitheliale Bekleidung (*Pe'*, *Pe''*), dem Kropfe homolog. Die hinteren Enden der Zelleiber sind aber bei dieser Art nicht verdickt.

LIPPITSCH (13) ist sich offenbar über diese Stelle seiner Präparate nicht klar geworden, und er begnügt sich zu sagen, „das Plasma des Pharynxepithels setzt sich in das Darmepithel fort". Auf seiner Taf. 8, Fig. 5 aber bildet LIPPITSCH die zwischen dem Pharynx und dem Darme gelegene Tasche deutlich ab, ohne daß man dieser Figur etwas über die Epithelverhältnisse dieses Teiles entnehmen könnte; in Fig. 7 hat bezeichnenderweise LIPPITSCH am Hinterende des Pharynx keinen Abschluß des Epithels eingezeichnet, sondern es unbegrenzt gelassen.

Bei den mir bekannten Arten der Gattung *Dalyellia* erstrecken sich die Epithelzellen des Pharynx durchwegs über das Hinterende des Pharynx, sind aber daselbst eingesenkt, etwas verdickt und kernhaltig, sowie jede Zelle ziemlich isoliert, so daß v. GRAFF seinerzeit selbe als dem Oesophagus anhängende einzellige Speicheldrüsen beschrieben hat (4, p. 352). Bei *Dalyellia penicilla* finde ich ganz ähnliche Bilder als wie v. GRAFFs Darstellung des Pharynx von *Dalyellia viridis* (6, Taf. 12, Fig. 15), doch ist die Deutung, welche LUTHER (14, p. 51, Anm.), HOFSTEN (11, p. 474) und ich diesen Elementen geben, eine andere. Ich habe auf meiner Tafel in Fig. 2 einen schräg geführten Querschnitt durch das Hinterende des Pharynx von *Dalyellia penicilla* abgebildet, in welchem man den Zusammenhang einer Anzahl der eingesenkten Epithelzellen (*Pz*) mit dem Epithel (*Pe*) des Pharynxlumens (*Phl*) gut wahrnehmen kann, wogegen dieser Zusammenhang bei einigen seitlich gelegenen eingesenkten Zellen auf diesem Schnitte nicht mehr erkennbar ist.

Wie *Dalyellia penicilla* und *Dalyellia viridis* verhalten sich nach meinen Untersuchungen auch *Dalyellia armigera* und *Dalyellia rubra*, und ebenso auch *Jensenia truncata*. Von letzterer Art hat uns bereits auch HOFSTEN eine diesbezügliche Mitteilung gemacht, welcher außerdem auch noch *Dalyellia ornata*

HOFSTEN, *Dalyellia expedita* HOFSTEN und *Dalyellia triquetra* (FUHRMANN) untersuchte, und bei allen die gleichen Epithelverhältnisse vorfand (11, p. 473—474) und von *Dalyellia ornata* in Taf. 24, Fig. 12 sehr deutlich die eingesenkten Zellleiber abbildete und so die Ansicht LUTHERS (l. c.) hinsichtlich der Deutung der sogenannten Speicheldrüsen bestätigte.

Anders verhalten sich die parasitischen Gattungen, welche ich seinerzeit untersuchte, indem bei diesen die Hinterleiber der Epithelzellen nicht eingesenkt und isoliert, sondern eng miteinander verwachsen sind zu einem regelrechten Kropfe, dessen verhältnismäßig geringes Lumen die Verbindung zwischen den Lumina des Pharynx und des Darmes bildet. Auch bei *Collastoma minuta* finde ich diesen typischen Kropf, der aus den kernführenden verdickten Hinterenden der Zelleiber des Pharynxepithels aufgebaut ist (Fig. 3 *Kr*), wogegen sich innerhalb des muskulösen Pharynx nur die kernlosen vorderen Fortsätze dieser Zellen (*Pe*) vorfinden.

Leider stand mir von einigen anderen Gattungen und Arten der Dalyelliiden kein Untersuchungsmaterial zur Verfügung, doch zweifle ich nicht mehr, daß sich für alle Dalyelliiden eine prinzipiell gleiche Beschaffenheit des Pharynxepithels wird nachweisen lassen.

Die Beschreibung des Baues des „Pharynx doliiformis" muß also dahin ergänzt werden, daß dessen einzelne Epithelzellen sich nicht nur durch die ganze Länge des Pharynx erstrecken, sondern auch noch über das Hinterende des muskulösen Pharynx verlängert sind, und meist erst in diesem hintersten Teile die Kerne enthalten. Dadurch erscheint das Pharynxepithel innerhalb des Pharynxlumens auf Längsschnitten wie längsgestreift oder der Länge nach gefaltet, kernlos und ohne Zellgrenzen, auf Querschnitten aber sind die Zellgrenzen meist deutlich erkennbar. Der von den kernführenden Hinterenden der Epithelzellen des Pharynx gebildete Abschnitt des Darmkanales ist häufig kropfartig, die Zellleiber selbst sind an dieser Stelle meist verdickt, und bildet dieser hintere Teil der Pharynxepithelzellen den Uebergang zum Darme oder zu einem echten Oesophagus. In den Einzelheiten der Beschaffenheit der Pharynxepithelzellen finden sich allerdings Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen; wir kennen nunmehr drei Variationen, nämlich 1) den typischen Kropf, aus engverwachsenen Zelleibern bestehend, 2) eingesenkte Zelleiber, und 3) jene Formation, welche ich oben für *Phaenocora unipunctata* eingehender beschrieben habe und als den Typus der „inneren Pharyngealtasche" bezeichnen möchte. In Totopräparaten sehen auch die eingesenkten Zelleiber (z. B. von *Dalyellia*) oft kropfähnlich aus. Alle nicht mit einer derartigen Beschaffenheit übereinstimmenden Beschreibungen des Baues des Pharynx doliiformis werden einer entsprechenden Korrektur bedürfen.

Von *Collastoma monorchis* hat DÖRLER (2, Taf. 3) Schnitte abgebildet, die mir keinen Zweifel lassen, daß auch bei dieser Art die gleichen Verhältnisse vorwalten; in Taf. 3, Fig. 10 hat DÖRLER einen seitlich angeschnittenen Pharynx abgebildet, in dem auch die Schnittstelle durch den Kropf (*oe*) deutlich erkennbar ist, wie er ja auch die scheinbare Längsstreifung des Pharynxepithels in seinen Zeichnungen (Fig. 10, 11) andeutet; auch bei *Vejdovskya adriatica* dürften die von DÖRLER als Speicheldrüsen gedeuteten Elemente (2, p. 16) nichts anderes als die eingesenkten hinteren Teile der Pharynxepithelzellen sein. Für *Collastoma monorchis* konnte ich mich von der Richtigkeit meiner Deutung an den mir zur Verfügung gestellten Schnittpräparaten überzeugen.

FERD. SCHMIDT fand bei seiner *Graffilla brauni* ebenfalls einen Kropf und sagt von demselben (17, p. 310): „An den Pharynx schließt sich der als Oesophagus bezeichnete Abschnitt des Darmkanals, der bei G. brauni stark ‚kropfartig‘ aufgetrieben ist; die etwa keulenförmigen Epithelzellen stehen dicht gedrängt."

Schwieriger liegt die Sache bei *Opistomum*. VEJDOVSKY (19, p. 102) sagt: „Die Pharynxhöhle ist ausgekleidet mit einer Plasmaschicht, in welcher mir die Kerne nachzuweisen gelang, dagegen ist hier eine mächtige, in Falten zusammengelegte Cuticularschicht vorhanden (Fig. 20 *C*), infolgedessen das Pharynxlumen als ein enger, länglicher Spalt erscheint; die Cuticula ist offenbar ein Produkt der vermutlichen Plasmaschicht, die wiederum wenigstens ursprünglich das innere Epithel vorstellte, wie ein solches bei *Derostoma* von LIPPITSCH nachgewiesen wurde."

In seiner Abbildung des Pharynx von *Opistomum* zeichnet VEJDOVSKY keine Kerne, sondern nur die längsstreifige, cuticulaähnliche Epithelschicht ein, ferner den daran anschließenden Oesophagus und die in denselben einmündenden Drüsen, und sagt hiervon (p. 103): „Zwischen dem Pharynx und dem Darme findet man noch einen dünnwandigen Abschnitt, welcher an lebenden Tieren sehr schwierig nachweisbar ist; es ist der Oesophagus, in welchem lang ausgezogene Drüsen einmünden." Vielleicht haben wir in diesen „Drüsen" die eingesenkten Epithelzellen des Pharynx zu suchen, ähnlich wie bei den *Dalyellia*-Arten! In der erstzitierten Stelle der Arbeit VEJDOVSKYs liegt eigentlich ein Widerspruch, indem er zuerst eine Plasmaschicht und sogar Kerne derselben erwähnt, später aber nur mehr von einer „vermutlichen Plasmaschicht" spricht. Hier müßte erst eine neuerliche Untersuchung eine endgültige Aufklärung des Sachverhaltes geben.

Auch bei *Paravortex cardii* HALLEZ liegen die Epithelverhältnisse des Pharynx nicht klar. Im Texte bespricht HALLEZ (8, p. 451) dieselben nur kurz, und erwähnt nichts, ob er Kerne im Epithel gefunden habe; in Taf. 25, Fig. 8, sind solche augenscheinlich eingezeichnet, und das Epithel des Pharynx

so dargestellt, als ob man auf Längsschnitten eine größere Zahl aufeinander folgender Epithelzellen im Pharynxepithel unterscheiden könnte; gleicherweise sind Kerne auch auf dem schräg geführten Querschnitt Fig. 10 dargestellt, wo aber eine scharfe Grenze zwischen den Pharynxzellen und den Oesophaguszellen nicht erkennbar ist. Ich möchte doch auch hier dieselben Verhältnisse bezüglich des Baues des Pharynxepithels vermuten, wie bei *Paravortex scrobiculariae*. Wenn HALLEZ (9, p. LXXIV) sagt, er verstehe nicht, weshalb ich den Kropf nicht als echten Oesophagus bezeichnen wolle, so muß ich im Gegensatz zu seiner Darstellung der Verhältnisse bei *Paravortex cardii* betonen, daß der Kropf wenigstens von *Paravortex scrobiculariae* nicht aus eigenen Zellelementen zusammengesetzt ist, sondern nur aus den hinteren Enden der Epithelzellen des Pharynx, daß also histologisch der Kropf kein selbständiges Gebilde ist, sondern nur ein Teil des Pharynx, wogegen ein echter Oesophagus stets eigene epitheliale Zellelemente aufweisen muß, die mit dem Pharynxepithel nichts gemeinsam haben. Der Kropf von *Paravortex scrobiculariae* ist sicherlich nicht so beschaffen, wie HALLEZ den Oesophagus von *Paravortex cardii* darstellt. Wahrscheinlich ist bei letzterer Art sowohl ein aus den Hinterleibern des Pharynxepithels bestehender Kropf als auch ein echter Oesophagus vorhanden, die ähnliche Plasmastruktur und ähnliches färberisches Verhalten aufweisen, wie ich dies auch schon bei anderen Arten bezw. Gattungen gefunden habe (20, p. 452 u. 21, p. 951). Hiermit würde auch übereinstimmen, daß der Oesophagus von *Paravortex cardii* viel länger ist als der Kropf von *Paravortex scrobiculariae* (9, p. LXXIV). Außer bei jenen Rhabdocölengattungen, welche v. GRAFF (7) in seinen Familien Graffillidae und Dalyelliidae vereinigte, findet sich auch noch bei den Genostomatidae (*Genostoma* und *Urastoma*) ein Pharynx, welcher als Pharynx doliiformis angesprochen wurde. Daß die diesbezüglichen Schilderungen DÖRLERS (2, p. 160, 163 und 168) noch einer Nachuntersuchung bedürfen, hat schon v. GRAFF (7, p. 2110) bemerkt, und ist es zur Zeit nicht möglich, hierüber ein sicheres Urteil abzugeben; auch DÖRLERS Abbildungen (2, Taf. 2, Fig. 9 und Taf. 3, Fig. 4) sind nicht genügend klar.

2. Ueber das Fehlen männlicher Geschlechtsdrüsen bei Graffilla parasitica CZERN.

Als ich seinerzeit mein Material parasitischer Dalyelliiden gesammelt habe, hatte ich übersehen, daß von *Graffilla parasitica* der männliche Genitalapparat nicht genügend bekannt ist, und habe daher dieser Form damals wenig Aufmerksamkeit geschenkt, insbesondere auch selbe nicht lebend untersucht. Als ich später diese Lücke in uuseren Kenntnissen bemerkte, stand mir nur mehr das

konservierte Material zur Verfügung, aus dem ich leider die gewünschten Aufschlüsse nicht gewinnen konnte.

A. LANG (12, p. 111) glaubte seinerzeit Hodenrudimente gefunden zu haben, die aber dann von BÖHMIG (1, p. 28) als Ende des weiblichen Keimstockes angesprochen wurden. An Stelle dessen sah BÖHMIG eine isolierte Zellgruppe, die er vermutungsweise als Hodenrudiment deutet. Außerdem haben die beiden genannten Autoren eine „Samenblase" beschrieben (Vesicula seminalis), und BÖHMIG beschrieb auch noch ein Penis-ähnliches Gebilde, durch welches diese „Samenblase" in das Atrium genitale ausmünde (1, p. 29).

Auch ich fand das als „Samenblase" gedeutete Organ regelmäßig in meinen Schnitten durch *Graffilla parasitica*, zweifle aber, daß es wirklich dem männlichen Geschlechtsapparate zuzuzählen sei. Seiner Lage nach entspricht es völlig dem von BÖHMIG (1, p. 30) als Receptaculum seminis bei *Graffilla muricicola* JHER. beschriebenen Gebilde, wie auch v. GRAFF (5, p. 12) ein gleiches bei *Graffilla buccinicola* JAMES. gefunden und Bursa seminalis genannt hatte. Ebenso beschrieb FERD. SCHMIDT bei *Graffilla brauni* an der analogen Stelle ein Receptaculum seminis, dorsal vom Atrium genitale gelegen (17, p. 312).

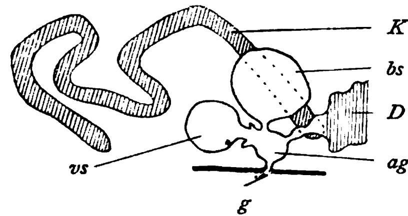


Fig. 1. Schematische Profilansicht der Geschlechtsausführungsgänge von *Graffilla muricicola* CZERN. Rekonstruktion nach Längsschnitten; ca. 150-fach vergrößert. *ag* Atrium genitale; *bs* Bursa seminalis; *D* Dotterstockende; *g* Geschlechtsöffnung; *K* Keimstock; *vs* Vesicula seminalis.

Bei jenen Graffillen, deren männlicher Kopulationsapparat bekannt ist, liegt die Vesicula seminalis stets vor dem Atrium genitale (vergl. Textfigur *vs*) und nicht dorsal, welche Stelle im Körper stets die zu den weiblichen Hilfsapparaten zählende Bursa seminalis (*bs*) einnimmt. Von den Rudimenten der Hoden und des Penis fand ich bei *Graffilla parasitica* niemals eine Spur.

Dieses Fehlen der männlichen Geschlechtsdrüsen und Kopulationsorgane überraschte mich um so mehr, als ich nicht nur, wie anscheinend LANG und BÖHMIG, ältere Individuen der *Graffilla parasitica* besaß und untersuchte, bei denen das Fehlen dieser Organe im Sinne einer stark ausgeprägten Protandrie gedeutet werden könnte, sondern auch noch sehr kleine Individuen von 0,7 mm Länge angefangen, wie sich selbe in großer Zahl in den inneren Organen des *Tethys leporina* finden lassen. Ich möchte diese Merkwürdigkeit hier hervorheben, da es notwendig ist, daß diese Verhältnisse auch weiterhin im Auge behalten und aufgeklärt würden. Bezüglich des Vorkommens von *Graffilla parasitica* in *Tethys* verweise ich auf meine seinerzeitigen Mitteilungen (20, p. 34, 35).

3. Zur Morphologie des Geschlechtsapparates von Syndesmis echinorum François.

Russo (15, 16) hat den Geschlechtsapparat von *Syndesmis* im allgemeinen beschrieben und hierbei auch seine Beobachtung angeführt, daß derselbe gewissen individuellen Schwankungen hinsichtlich des Verhaltens der Vagina zum „Receptaculum seminis", bezw. zur „Camera commune" unterworfen sei.

Seiner morphologischen und histologischen Deutung einzelner Teile des Geschlechtsapparates kann ich aber nicht beipflichten. Russo (16, p. 48) hat den Uterus als ein aus 3 histologisch verschiedenartigen Teilen bestehendes Organ dargestellt und läßt den „Ovidukt" vom mittleren Teile des Uterus abzweigen. Ich glaube, es wäre natürlicher, den hintersten, von Russo zum Uterus gezählten Abschnitt überhaupt nicht als Teil des Uterus zu betrachten, sondern als Atrium femininum (Taf. 2, Fig. 5 *Af*) anzusprechen. In seiner histologischen Beschaffenheit unterscheidet er sich vom übrigen Atrium genitale commune (*Ac*) nicht, besitzt Muskulatur und, da erst vor diesem Teile die Abzweigung des Ductus communis (= Ovidukt nach Russos Nomenklatur) vom Uterusstiel stattfindet, so wäre mit der Deutung des hintersten Ganges als Atrium femininum die Analogie mit *Umagilla* und *Anoplodium* hergestellt, bei denen ebenfalls die Vereinigung von Uterus und Ductus communis an deren Einmündungsstelle in das Atrium genitale stattfindet. Es würde sich also *Syndesmis* von den beiden erwähnten Gattungen nur dadurch unterscheiden, daß bei ersterer Gattung jene Stelle des Genitalatriums, wo Ductus communis und Uterus einmünden, viel mächtiger entwickelt ist und daher einen gesonderten, von Atrium commune deutlich unterscheidbaren Gang, das Atrium femininum darstellt. Auch seiner Funktion nach ist der in Rede stehende Kanal viel eher als Teil des Atriums zu betrachten denn als Uterus, da er nicht zur Aufbewahrung der Eikapseln dient, sondern nur zur Ausführung derselben aus dem Muttertiere. Auf Schnitten durch *Syndesmis*-Individuen, welche eine Eikapsel enthalten, sieht man, daß selbst der Stiel (Filament) der Eikapsel nicht im Atrium femininum gelegen ist, sondern in dem vor der Vereinigung mit dem Ductus communis gelegenen Teile des Uterus. An jener Stelle, wo sich das Hinterende des Uterus (*Ust*) und der Ductus communis (*Dc*) vereinigen und sich nach hinten in das Atrium femininum (*Af*) fortsetzen, münden auch die bei *Syndesmis* so mächtig entwickelten Schalendrüsen (Fig 11 *Sd*), außerdem aber auch noch ein halbmondförmig um das Endstück des Ductus communis gestelltes kleines Büschel erythrophiler Drüsen, die Russo übersehen hat und die in dem Schnitte Fig. 11 teilweise getroffen sind (*ed*). Sehr merkwürdig

und interessant ist das Verhalten der von RUSSO als „Camera comune“ und als „Receptaculum seminis“ bezeichneten Teile des weiblichen Geschlechtsapparates, die ich noch komplizierter fand, als RUSSO sie darstellte. Die Teile, welche RUSSO auf seiner Taf. 5, Fig. 17 darstellte, habe auch ich immer gefunden, eine vordere dünnwandige Blase (Fig. 8—9, *Bs*), von RUSSO als „Receptaculum seminis“ gedeutet und dahinter einen durch hohe Zellen ausgezeichneten Abschnitt (Fig. 6—8, *Bs'*), in dessen Innerem sich mehrere intracelluläre (?) Höhlungen (h_1—h_6) finden, die mit Spermaballen erfüllt sind und mit dem vorderen blasigen Teile nur durch enge Kanäle kommunizieren, in welche Bündeln gleichmäßig angeordneter Spermafäden sich einzwängen. Außerdem aber fand sich bei meinen Serien stets noch eine weitere Nebenblase (Fig. 5 und 10, *Nb*), dünnwandig mit der zuerst beschriebenen Blase durch einen kurzen Stiel (*St*) verbunden und stets Spermamassen enthaltend.

Wir können also eine aus zwei (nur durch eine seichte Einschnürung getrennten) Teilen bestehende Bursa seminalis und außerdem noch eine Nebenblase unterscheiden; der Ausdruck Nebenblase ist hierbei im Sinne V. GRAFFs gebraucht (7, p. 2371). Leider habe ich nur wenig gelungene Serien von *Syndesmis* und konnte ich daher die Sache nicht zu Ende verfolgen; es erschien mir nämlich in einigen minder günstig erhaltenen Serien, als ob diese Nebenblase durch Einschnürungen bei einigen Individuen noch weiter untergeteilt wäre.

RUSSO zeichnet in Taf. 5, Fig. 1 ein Uebersichtsbild der Organisation von *Syndesmis,* nach Quetschpräparaten und Serienschnitten rekonstruiert, und in demselben als Verbindung zwischen „Receptaculum seminis“ und „Camera comune“ einen Gang von nicht unbeträchtlicher Grösse; ich vermute, daß das von RUSSO in Fig. 1 (*rs*) abgebildete Organ der von mir beschriebenen Nebenblase (*Nb*) entspricht, während die von RUSSO in Fig. 17 (*rs*) dargestellte Blase nur den durch eine seichte Abschnürung abgetrennten blasigen Teil der Bursa seminalis (*Bs*) darzustellen scheint, so daß also in den Figuren 1 und 17 bei RUSSO verschiedene Gebilde mit *rs* bezeichnet und als Receptaculum seminis gedeutet wären.

Den blasigen Abschnitt (*Bs*) und den großzelligen Abschnitt (*Bs'*) der Bursa seminalis fasse ich als Teile nur eines einzigen Organes auf, welches in seinem hinteren Teile aus einem Plattenepithel aufgebaut ist, im vorderen Teile aber aus mächtigen Zellen zusammengesetzt ist, die vielleicht ein ähnliches Verhalten zeigen, wie die Zellen der Bursa seminalis von *Olisthanella nassonoffii* (GRAFF) (7, p. 2360/61) und von *Gyratrix hermaphroditus* EHRBG. (6, p. 140 und 7, p. 2367), bei denen auch durch das Eindringen von Spermatozoen in die Zellen der Bursa eine wechselnde Zahl von Höhlungen gebildet wird. Bei *Syndesmis* liegt in diesen Höhlungen ebenso wie im blasigen Teil der Bursa und wie in der Nebenblase das Sperma in wirren Ballen, während es in den spaltförmigen Zwischen-

räumen, welche die Höhlungen mit dem blasigen Teil verbinden, in dichten Bündeln geordnet ist. In jener Querschnittserie, der die Figuren 6—10 meiner Tafel entnommen sind, konnte ich deutlich 6 derartige Höhlen (h_1—h_6), im Plasma der hohen Zellen der Bursa seminalis symmetrisch gelegen, unterscheiden; sie sind prinzipiell von der Nebenblase verschieden. Diese mächtig entwickelten Zellen der Bursa haben eine grobfaserige Struktur, enthalten einzelne kleinere Vakuolen und deutliche Zellkerne.

In meinen Präparaten mündete die Vagina in den blasigen hinteren Teil der Bursa seminalis, unmittelbar neben dem Stiel der Nebenblase. Der großzellige hintere Abschnitt aber ist mit den Enden der Keim- und Dotterstöcke verbunden und setzt sich nach hinten in den Ductus communis (Fig. 5, *Dc*) fort. Aus RUSSOs Darstellung aber muß geschlossen werden, daß die Vagina auch in den großzelligen Teil der Bursa einmünden kann, was immerhin nicht mehr so überraschen kann, wenn man, wie ich es oben getan, den großzelligen und den blasigen Abschnitt als Teile e i n e s Organes betrachtet, wogegen RUSSO darin zwei getrennte Organe erblicken will; ob RUSSO ein Einmünden der Vagina auch in das von mir als Nebenblase bezeichnete Organ beobachtet hat, kann nicht sicher festgestellt werden, da in RUSSOs Darstellung diese Gebilde nicht genügend auseinander gehalten werden.

RUSSO (16, p. 45) beschreibt den Ductus ejaculatorius unter dem Namen „Vas deferens" und sagt, er bestehe aus einer „membrana fondamentale anista", einer innerhalb dieser gelegenen Schichte mächtiger zirkulärer Muskelfasern, und einer inneren Cuticula, welche letztere in einem gewissen Teile dieses Organes zu regelmäßig angeordneten Längsleisten (creste) sich erhebe. Auch SHIPLEY bezeichnet die innerste Schicht als Cuticula (18, p. 286). Demnach würde also dieser bei *Syndesmis* so mächtig ausgebildete Ductus eines inneren Epithels entbehren, und es ist nicht ersichtlich, welchen Ursprunges diese „Cuticula" sein soll, von der RUSSO überdies bemerkt, daß sie nicht chitinös sei. Auf Querschnitten durch den Ductus ejaculatorius sieht man allerdings innerhalb der Ringmuskeln Gebilde, die leicht als durchschnittene Längsleisten gedeutet werden könnten, doch muß es gleich auffallen, daß diese „Querschnitte der Längsleisten" nicht nur an ihrer Basis verwachsen sind, sondern sich auch an der inneren Fläche verbreitern, und bei genauer Beobachtung wird man bemerken, daß die Zwischenräume (Fig. 4, *v*) zwischen den angeblichen Längsleisten nicht gegen das Lumen (*Del*) des Ductus offen, sondern durch eine mehr oder minder feine (membranähnliche) Plasmaschicht abgegrenzt sind, und daß ferner bei Vergleich mehrerer aufeinander folgender Schnitte die auf dem einen Schnitt sichtbaren Zwischenräume der „Längsleisten" allmählich kleiner werden und endlich verschwinden, wofür andere neu dazwischen auftreten. Ueberdies kann man in der

basalen Schicht, durch welche diese angeblichen Längsleisten alle zusammenhängen, auch stellenweise Zellkerne deutlich erkennen (Fig. 10). Demnach muß jene Schicht, welche als mit Längsleisten versehene Cuticula gedeutet wurde, als inneres Epithel (Fig. 4, *Ep*) des Ductus betrachtet werden; das Plasma dieser Epithelzellen ist stark vakuolisiert und täuschten die zwischen den Vakuolen (*v*) vorhandenen Plasmawände das Vorhandensein von Längsleisten vor. Das Lumen des Ductus (*Del*) ist relativ eng. Eine schaumartig vakuolisierte Struktur des Plasma im Ductus ejaculatorius haben wir auch bei ***Anoplodium gracile*** WAHL gefunden (20, p. 442). In physiologischer Hinsicht dient der Ductus ejaculatorius nicht bloß als spermaausführendes Organ, sondern auch als Samenbehälter und gleicht in dieser Hinsicht dem Ductus ejaculatorius von ***Umagilla forskalensis*** WAHL, bei welcher Art (20, p. 954) wir auch nicht einen Ductus ejaculatorius und eine Vesicula seminalis unterscheiden konnten, wogegen bei der Gattung ***Anoplodium*** diese beiden Organe strenger geschieden waren. Die von RUSSO (16, p. 45) beschriebenen drei Ausführungskanälchen jeden Hodens wären als Vasa efferentia, deren Sammelkanälchen als Vasa deferentia zu bezeichnen, die sich ihrerseits dann in den Ductus ejaculatorius ergießen.

4. Ueber das System der Dalyelliiden und verwandter Gattungen.

L. v. GRAFF hat 1882 in seiner „Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida" sämtliche Rhabdocölen mit Pharynx doliiformis in einer Familie „Vorticidae" vereinigt und dieselbe mit folgenden Worten charakterisiert:

„*Rhabdocoela* mit einer Geschlechtsöffnung, mit Keimdotterstöcken oder getrennten Keim- und Dotterstöcken, mit weiblichen Hilfsapparaten, stets einfachem Uterus und kompakten Hoden. Mundöffnung bauchständig und in der Regel nahe dem Vorderende, Pharynx (mit einer einzigen Ausnahme) ein Pharynx doliiformis. Der chitinöse Kopulationsapparat sehr mannigfaltig."

GRAFF teilte die Vorticidae damals in zwei Gruppen, nicht parasitäre und parasitäre Formen ein, wies aber schon damals darauf hin, daß diese Einteilung nur eine vorläufige wäre und möglicherweise bestimmte Gattungen der parasitären Vorticiden zu bestimmten Gattungen der nicht parasitären nähere Beziehungen aufweisen dürften. In späterer Zeit wurden noch eine Reihe neuer Arten und Gattungen beschrieben, von denen v. GRAFF (5) 1903 jene, welche durch das Ausmünden des Geschlechtsapparates in die Pharyngealtasche ausgezeichnet sind, als selbständige Familie der Genostomatidae abgetrennt hat, worauf er 1905 (6) die restlichen Dalyelliiden (= Vorticiden) nach der paarigen oder unpaaren Ausbildung der Keimstöcke in zwei Unterfamilien (Dalyelliinae und Graffillinae) einteilte,

welche Unterfamilien in der Folge (7) zu selbständigen Familien erhoben wurden. Wie ich schon früher (21, p. 961) bemerkt habe, läßt sich auch diese neue Einteilung nicht aufrecht erhalten, da manche Formen mit zwei Keimstöcken zu solchen mit einem Keimstock viel nähere Beziehungen aufweisen als einerseits die Gattungen mit paarigen und andererseits die Gattungen mit unpaaren Keimstöcken untereinander. Daß der paarigen oder unpaaren Ausbildung des Germarium nicht der Wert eines Familien- oder Subfamiliencharakters zukommt, hierfür spricht auch die Beobachtung GRAFFs (6, p. 133), daß bei *Jensenia angulata* (JENS.) neben Individuen mit nur einem Keimstocke sich auch manchmal Individuen vorfinden, bei denen beide Germarien wohlentwickelt sind. Dieselbe Beobachtung wurde bei *Dalyellia viridis* (G. SHAW) gemacht (7, p. 2299). Wenn wir von den Genostomatidae absehen, so bleiben folgende Gattungen mit Pharynx doliiformis neu zu gruppieren: *Anoplodium, (Castrella), Collastoma, Dalyellia (= Vortex), Didymorchis, Graffilla, Jensenia, Opistomum, Paravortex (= Proderostoma), Phaenocora (= Derostoma), Provortex, Syndesmis, Umagilla Vejdovskya (= Schultzia).* Als Grundeinteilung für diese 13 (14) Gattungen schlage ich nun vor, sie darnach in zwei Familien einzuteilen, ob sie außer dem Ductus communis noch eine zweite Verbindung haben zwischen Atrium genitale und jener Stelle der weiblichen Geschlechtsausführungsgänge, wo Keimzellen und Dotterzellen zum Ei vereinigt werden und wo auch die Befruchtung stattfinden dürfte. Diese zweite Verbindung wird in der Literatur nach ihrer mutmaßlichen Funktion als Vagina bezeichnet (2, p. 176; 16, p. 49; 20, p. 446, 447; 21, p. 956) und ist eine sekundäre Bildung, die aber bereits von einer Stammform erworben wurde, von der wir die Genera *Umagilla, Syndesmis, Anoplodium* und *Collastoma* ableiten müssen. Diese haben außer dem besprochenen Merkmale auch noch die annähernd terminale Lage des Geschlechtsporus am Hinterleibsende, die relativ deutliche Abtrennung der Germarien von den Vitellarien, die längliche Form des Uterus und die langgestielte Form der Eikapseln gemeinsam. Von diesen vier genannten Gattungen steht *Umagilla* der Stammform am nächsten, sie hat noch einen, nahe dem vorderen Körperende gelegenen, mächtig entwickelten Pharynx, ein wohlausgebildetes Gehirn, paarige, unverzweigte Germarien und ebensolche Hoden. *Syndesmis* weicht von der Stammform insbesondere durch die verästelte Ausbildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen, *Anoplodium* durch die asymmetrische Ausbildung des Germarium, und *Collastoma* durch den Ersatz der paarigen Hoden durch einen unpaaren, median gelegenen Hoden ab, die letzten drei Gattungen haben außerdem nur einen relativ schwach entwickelten Pharynx und ein nur kleines Gehirn. Auf diese Rückbildungserscheinungen mag die parasitische Lebensweise Einfluß geübt haben. Bei *Anoplodium* (und *Syndesmis*) ist überdies der Pharynx etwas nach hinten verschoben. Von den vier Gattungen

Umagilla, Syndesmis, Anoplodium und *Collastoma* sind bisher nur parasitäre Arten sichergestellt worden und können wir selbe als eine eigene Familie der Umagillidae zusammenfassen. Diese Familie deckt sich nicht mit der Familie Graffillidae v. GRAFF, da letztere einesteils nicht *Anoplodium* einschloß, aber andererseits auch noch *Graffilla* und *Paravortex* umfaßte.

Wenn wir Längsschnitte durch die Vertreter der 4 Gattungen der Umagilliden betrachten (vergl. Tafel 2, Fig. 5, sowie 2, Textfig. 3; 20, Textfig. 1 und 21, Textfig. 2), so sehen wir bei allen, daß der Uterus stets an der Ventralseite aus der Vorderwand des Atrium genitale entspringt, die Vagina aber aus der Dorsalseite des Atrium; die Mündungen des Ductus communis und des Atrium masculinum (bezw. des männlichen Kopulationsorganes) liegen zwischen der Mündung des Uterus und derjenigen der Vagina, und zwar bei *Umagilla, Syndesmis* und *Anoplodium* die Einmündungsstelle des Ductus communis dorsal von jener des männlichen Ausführungsganges, bei *Collastoma* aber umgekehrt (nach DÖRLER). Bei *Syndesmis* tritt außerdem noch die Komplikation hinzu, daß die Vereinigungsstelle von Uterus und Ductus communis weit nach vorne verlagert und mit dem Atrium commune durch einen längeren Kanal verbunden ist, den ich als ein Atrium femininum auffasse (siehe oben). Diese Annahme zeigt uns, daß die Vagina bei allen 4 Gattungen direkt aus dem Atrium commune entspringt, und mit dem Atrium femininum nichts gemein hat, welches nur bei *Syndesmis* wohl ausgebildet ist, bei den übrigen Gattungen der Umagilliden aber reduziert ist auf jene Stelle, wo neben der Einmündung des Ductus communis in das Atrium der Uterus entspringt. Die Vagina führt aus dem Atrium commune zu dem als Receptaculum seminis fungierenden Organe, in welches außer den Keim- und Dotterstöcken auch noch der Ductus communis einmündet; bei *Syndesmis, Anoplodium* und *Collastoma* öffnet sich also die Vagina direkt in die Bursa seminalis, bei *Umagilla* aber erweitert sie sich erst zur Bursa copulatrix, welche ihrerseits mit dem Receptaculum seminis kommuniziert. RUSSO (16, p. 50) hat beobachtet, daß die Vagina von *Syndesmis* nicht immer den normalen Verlauf habe, sondern sich manchmal individuell abweichend verhalte und schließt hieraus, daß die Verbindung des Atrium genitale mit dem Receptaculum seminis durch die Vagina eine sekundäre Bildung sei. RUSSO leitet die Vagina von der Bursa copulatrix ab (16, p. 61, 62 und Textfig. auf p. 63); diese Ansicht erhält eine Bekräftigung durch den Vergleich mit den anatomischen Verhältnissen von *Umagilla,* wo, wie erwähnt, die Bursa copulatrix noch erhalten ist, wie diese Gattung überhaupt manche relativ ursprüngliche Charaktere aufweist. Untersuchen wir echte Dalyelliiden, welche eine Bursa copulatrix und ein Receptaculum seminis besitzen, so sehen wir stets die Bursa entweder direkt oder mittels eines mehr oder minder kurzen Stieles dem Atrium commune aufsitzen, wogegen das Recepta-

çulum zu den Enden der weiblichen Geschlechtsdrüsen (insbesondere der Germarien) in näherer Beziehung steht. Ich glaube nun, daß die besonderen Verhältnisse bei den Umagilliden dadurch zustande kamen, daß die Bursa copulatrix aus dem kurzgestielten Zustande in einen langgestielten überging, wobei dann der lange Stiel zur Vagina wurde, die Bursa copulatrix aber eine direkte Verbindung mit dem Receptaculum seminis gewann (*Umagilla*), späterhin noch eine Verschmelzung des Receptaculums mit der Bursa copulatrix zu einer Bursa seminalis stattfand (*Syndesmis* und *Anoplodium*), oder aber, daß der Stiel zwar kurz blieb und daher eine nur gering ausgebildete Vagina entstand, hingegen die aus der Verschmelzung von Bursa copulatrix und Receptaculum seminis entstandene Bursa seminalis selbst sich verlängerte und so die zweite Verbindung zwischen den Enden der Keim- und Dotterstöcke einerseits und dem Atrium commune andererseits ermöglichte (*Collastoma monorchis*) [1].

Die Ausbildung der Vagina bei den Umagilliden als einer zweiten Verbindung zwischen den Enden der weiblichen Geschlechtsdrüsen und dem Genitalatrium dient dazu, einen direkten Weg für das Sperma zu schaffen, so daß selbes nach der Begattung nicht mehr das Atrium zu passieren braucht, sondern direkt durch die neu erworbene Verbindung an jene Stelle des weiblichen Genitalapparates geleitet wird, wo die Befruchtung der Keimzelle stattfindet. Analoge Erscheinungen begegnen wir unter den Rhabdocölen auch noch in anderen Familien; es sei diesbezüglich hier auf das verwiesen, was Graff (7, p. 2374/2375) hierüber in seinem Kapitel „*Ductus spermaticus*" sagt. *Collastoma* steht von der Entwicklungsreihe der übrigen Umagilliden etwas abseits und hat sich jedenfalls aus einer sehr frühen Urform der Umagilliden als Seitenzweig abgegliedert. Zu dieser Urform hat *Collastoma* insofern nahe Beziehung, als es noch unverästelte Dotterstöcke aufweist. Die Ausbildung eines median gelegenen, unpaaren Hodens aber weist der Gattung *Collastoma* unter den Umagilliden eine exzeptionelle Stellung an, weshalb wir es als den Vertreter einer eigenen Unterfamilie „Collastominae" betrachten wollen.

Umagilla, Syndesmis und *Anoplodium* haben alle drei geweihartig verästelte Dotterstöcke; nun finden sich bei den echten Dalyelliiden aber auch verästelte Dotterstöcke. Wir müssen das Auftreten verästelter Dotterstöcke bei den Umagilliden und Dalyelliiden daher als eine Parallelerscheinung auffassen, die sich in beiden Familien selbständig entwickelt hat; eine gewisse Tendenz zur Verästelung der Geschlechtsdrüsen überhaupt ist anscheinend in beiden Familien

---

1) Das Ergebnis meiner Untersuchungen über *Collastoma minuta* wird noch in diesem Jahre in den Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien als III. Teil meiner Dalyelliidenarbeit (20, 21) veröffentlicht werden.

vorhanden, und hat bei *Syndesmis* den höchsten Grad erreicht, wo Vitellarien, Germarien und Hoden verästelt sind.

Die echten Dalyelliiden enthalten die ursprünglicheren Gattungen. Alle entbehren einer gesonderten Vagina, und wir finden unter ihnen nicht nur Formen, bei denen die Verzweigtheit der weiblichen Geschlechtsdrüse (Germarien und Vitellarien) mangelt (z. B. Arten der Gattung *Dalyellia*), sondern auch solche, bei denen die Trennung in Germarien und Vitellarien überhaupt noch nicht völlig ausgeprägt ist, das Germarium also nur einen speziellen, die Keimzellen bereitenden Lappen eines Germovitellariums darstellt. Hierher zählt in erster Linie die Gattung *Vejdovskya* (= *Schultzia*); bei *Paravortex* ist die Trennung schon weiter vorgeschritten als bei *Vejdovskya*. Zwischen Germovitellarien und getrennten Germarien und Vitellarien ist nur ein gradueller Unterschied, und finden wir bei den Dalyelliiden verschiedene Uebergänge, weshalb sich dieser Faktor für die Aufstellung von Unterfamilien nicht verwenden läßt. Auch die paarige oder unpaare Ausbildung der Keimstöcke läßt sich hierfür nicht heranziehen und endlich die verzweigte oder nicht verzweigte Ausbildung der Dotterstöcke allein erscheint mir hierzu nicht ausreichend. Dennoch glaube ich bei den echten Dalyelliiden zwei getrennte Reihen in der Entwicklung erkennen zu können.

Von der hypothetischen Stammform kann einerseits zunächst das Genus *Vejdovskya* abgeleitet werden, bei welchem das Germovitellarium noch erhalten blieb, in der Folge dann *Provortex* (völlige Trennung des Germarium vom Vitellarium) und weiterhin *Dalyellia* (einseitige Ausbildung des Germarium), von der wieder sich 2 Gattungen ableiten lassen, zunächst die Gattung *Jensenia* (einschließlich *Castrella*) durch Ausbildung einer eigenen Tasche für den chitinösen Penis, und die Gattung *Didymorchis* (Reduzierung der Bewimperung auf die ventrale Körperfläche etc., vgl. 10); wahrscheinlich ist von *Dalyellia* auch das Genus *Opistomum* abzuleiten, bei welchem der Pharynx in das zweite Drittel der Körperlänge verlagert ist und auch sonst einige Modifikationen vorkommen.

Andererseits kann man von der Stammform der Dalyelliiden eine zweite Reihe ableiten, in der zunächst *Paravortex* (mit noch unvollkommener Trennung des Germarium vom Vitellarium und ohne Bursa seminalis) stehen würde, dann *Graffilla* (mit vollkommener Trennung der Keim- und Dotterstöcke und mit Bursa seminalis), sowie endlich *Phaenocora* (= *Derostoma*), welches nur mehr ein Germarium besitzt. Allerdings erscheint es sehr fraglich, ob *Phaenocora* nicht von einem weiteren Seitenzweige abzuleiten wäre, bei welchem der Keimstock nie dieselbe mächtige Entfaltung gefunden hat, wie z. B. bei *Graffilla*; immerhin scheint sie mir zu *Paravortex* und *Graffilla* nähere Beziehungen aufzuweisen als zu der erst besprochenen Reihe der Dalyelliiden.

Die Gesichtspunkte, nach welchen diese zwei Entwicklungsreihen der echten

Dalyelliiden auseinander gehalten werden könnten, wären folgende: Bei der Reihe von *Vejdovskya* zu *Provortex* und *Dalyellia* (etc.) sehen wir, daß die Lage des Genitalporus nur eine geringe Verschiebung gegen das Vorderende des Körpers erfährt, wogegen in der zweiten Reihe (*Paravortex, Graffilla, Phaenocora*) diese Verschiebung höchst auffällig ist. Auch finden wir nur in der zweiten Reihe Dotterstöcke von ausgesprochen verästelter oder netzförmiger Gestalt, in der ersten Reihe bleiben dieselben glatt oder werden höchstens bei einigen Arten gelappt. In Quetschpräparaten und auf Längsschnitten ist erkennbar, daß in der ersten Reihe die weiblichen Geschlechtsdrüsen stets mehr oder minder vor der Geschlechtsöffnung liegen, während in der zweiten Reihe infolge der Verschiebung des Genitalporus gegen das vordere Körperende ein größerer oder kleinerer Teil derselben (insbesondere der Dotterstöcke) hinter der Geschlechtsöffnung liegt.

In der ersten Reihe ist außerdem stets der Penis mehr oder weniger chitinisiert, in der zweiten Reihe ist dies entweder nicht der Fall, oder die Chitinteile sind (bei einigen *Phaenocora*-Arten) nur schwach (als Chitinzähnchen) entwickelt.

Ich möchte also die Gattungen, welche zu den Dalyelliiden und Graffilliiden gezählt wurden, in 4 Entwicklungsreihen einteilen, die von einer gemeinsamen Form mit Pharynx doliiformis, annähernd terminalem Geschlechtsporus und unverästelten paarigen Germovitellarien abzuleiten wären. Die Hauptentwicklungsreihe ist durch die Gattungen *Vejdovskya, Provortex* und *Dalyellia* (sowie *Jensenia, Didymorchis, Opistomum*) vertreten, wozu *Paravortex, Graffilla* und *Phaenocora* eine Parallelreihe darstellt, wogegen die dritte und vierte Reihe sich durch Erwerbung der Vagina abweichender gestaltet haben und daher von mir in einer eigenen Familie als „Umagillidae" zusammengefaßt und den echten „Dalyelliidae" gegenübergestellt werden. Letztere möchte in die Unterfamilien der „Dalyelliinae" (*Vejdovskya, Provortex, Dalyellia, Jensenia, Didymorchis* und *Opistomum*) und „Phaenocorinae" (*Paravortex, Graffilla* und *Phaenocora*) einteilen.

Die Diagnose der Familien und Subfamilien können lauten:

I. **Dalyelliidae:** Liporhynchia mit einem tonnenförmigen Pharynx (Pharynx doliiformis) und einer Geschlechtsöffnung. Die weiblichen Geschlechtsdrüsen sind entweder paarige Germovitellarien oder Vitellarien mit davon getrennten paarigen oder unpaaren Germarien. Eine Vagina **fehlt.**

a) **Dalyelliinae:** Dalyelliiden mit einer im hinteren Körperteile gelegenen ventralen Geschlechtsöffnung und unverästelten (höchstens gelappten) Vitellarien, die in der Hauptsache **vor** der Geschlechtsöffnung liegen.

b) **Phaenocorinae:** Dalyelliiden mit einer auf der Ventralseite nach vorne verschobenen Geschlechtsöffnung und verästelten oder netzförmigen Dotterstöcken, die zu einem großen Teile **hinter** der Geschlechtsöffnung liegen.

II. **Umagillidae:** Liporhynchia mit einem tonnenförmigen Pharynx (Pharynx doliiformis) und einer annähernd terminal gelegenen Geschlechtsöffnung. Die weiblichen Geschlechtsdrüsen bestehen aus paarigen Vitellarien und paarigen oder unpaaren Germarien. Die als Receptaculum seminis fungierende Vereinigungsstelle von Keim- und Dotterstöcken (bezw. von deren Ausführungsgängen) ist mit dem Atrium genitale durch einen Ductus communis **und** eine Vagina verbunden.

a) **Umagillinae:** Umagilliden mit paarigen Hoden.

b) **Collastominae:** Umagilliden mit unpaarem, median gelegenem Hoden.

Die erstere Subfamilie der Umagilliden umfaßt *Umagilla, Syndesmis* und *Anoplodium,* die zweite ausschließlich die Gattung *Collastoma.*

Die Familie der Genostomatidae GRAFF bleibt einstweilen im bisherigen Umfange und mit der bisherigen Definition (7, p. 2528) aufrecht.

In der neueren Literatur finden wir noch Mitteilungen über das System der Dalyelliiden bei HALLEZ und HOFSTEN. Ersterer (8, p. 433) weist auf die nahe Verwandtschaft der Genera *Graffilla* und *Paravortex* hin, die auch zu *Phaenocora* nähere Beziehungen hätten als zu *Dalyellia.* Mit dieser Anschauung stimmt mein oben ausgeführtes System wohl überein. Bemerkt sei, daß das Genus *Phaenocora (= Derostoma)* nicht in allen Arten chitinöser Teile des männlichen Kopulationsapparates entbehrt (vergl. 7, p. 2527, gegenüber 8, p. 433), und daß es nicht sicher erweisbar ist, ob dieses Genus direkt von *Paravortex (= Proderostoma* HALLEZ!) abgeleitet werden kann, worüber ich schon oben Zweifel äußerte.

HOFSTEN (11, p. 512 ff.) hat sich ausschließlich mit jenen Dalyelliiden beschäftigt, welche durch den Besitz nur eines Keimstockes ausgezeichnet sind, und unter diesen insbesondere wieder mit den zu den Genera *Dalyellia* und *Jensenia* gehörigen Gattungen. Die Abtrennung des Genus *Castrella* von *Jensenia* wurde durch v. GRAFF (7, p. 2506) abgelehnt; ich selbst will mich hierzu nicht äußern, da ich über diese Gruppe keine eigenen Untersuchungen gemacht habe. Daß *Dalyellia* mit den von HOFSTEN in den Gattungen *Jensenia* und *Castrella* untergebrachten Arten, sowie mit *Didymorchis* in näherer Verwandtschaft steht, geht auch aus meiner Systemeinteilung hervor; HOFSTEN hat diese Gattungen sogar zu einem eigenen Tribus der Dalyelliini vereinigt; da derselbe

aber die Trennung der Dalyelliiden in solche mit paarigem und solche mit unpaarem Keimstock beibehält, kann ich seine Einteilung nicht akzeptieren. Würde man aber sein System der Dalyelliiden mit unpaarem Keimstocke durch Einbeziehung der Gattungen mit paarigen Keimstöcken (unter Ausschluß der Umagilliden) ausbauen, so käme man zu ähnlichen Ergebnissen, wie ich sie in meinem Systeme dargelegt habe; am ehesten dürfte sich eine Differenz hinsichtlich der Stellung von *Opistomum* ergeben, eine Gattung, die ja tatsächlich gewisse Abweichungen von den übrigen Genera aufweist, und der daher nicht mit derselben Präzision eine Stellung im Systeme zugewiesen werden kann.

Die in drei Subfamilien, nämlich bei den Dalyelliinae, Phaenocorinae und Umagillinae auftretende Erscheinung, daß der Keimstock mancher Genera nur mehr auf einer Seite ausgebildet wird, halte ich für eine Konvergenzerscheinung.

Literaturverzeichnis.

1. Böhmig, L., Untersuchungen über die rhabdocölen Turbellarien, I. Das Genus Graffilla V. Jhering. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 43, 1886, p. 290—328, Taf. 11—12.
2. Dörler, A., Neue und wenig bekannte rhabdocöle Turbellarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 68, 1900, p. 1—42, Taf. 1—3.
3. Fuhrmann, O., Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Rev. suisse de Zool., Génève, T. 2, 1894, p. 215—290, pl. 10—11.
4. Graff, L. v., Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
5. —, Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschr. d. k. k. Karl-Franzensuniversität in Graz für das Jahr 1902. Graz 1903.
6. —, Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas, II. Rhabdocoela. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 83, 1905, p. 68—150, Taf. 2—6.
7. —, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 4, Vermes, Abt. I. c: Turbellaria. I. Abt. Leipzig 1904—1908.
8. Hallez, Paul, Biologie, histologie et embryologie d'un Rhabdocoele parasite du Cardium edule L. Paravortex cardii n. sp. Arch. de Zool., Paris, Sér. 4, T. 9, 1909, p. 429—544, pl. 25—34.
9. —, Sur le Paravortex scrobiculariae Wahl. Arch. de Zool. exp. et gén., Paris, Notes et Revue, Sér. 4, T. 9, 1909, No. 4, p. LXXII—LXXV.
10. Haswell, W. D., On Didymorchis, a Rhabdocoele Turbellarian inhabiting the branchial cavities of New Zealand Crayfishes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Sydney, 1900, p. 424—429, Pl. 20—21.
11. Hofsten, Nils von, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 85, 1907, p. 391—654, Taf. 22—27.
12. Lang, A., Notiz über einen neuen Parasiten der Tethys aus der Abteilung der rhabdocölen Turbellarien. Mitteil. d. Zool. Station in Neapel, Bd. 2, Leipzig, 1880, p. 107—112, Taf. 7.
13. Lippitsch, K., Beiträge zur Anatomie von Derostoma unipunctatum Oe. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 49, 1890, p. 147—167, Taf. 8.
14. Luther, Alex., Die Eumesostominen. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 77, 1904, p. 1—273, Taf. 1—9.

15. RUSSO, A. Sull'apparecchio genitale del Syndesmis echinorum François. Boll. Soc. Naturalisti Napoli, Ser. 1, Vol. 8 (1894), 1895, p. 134—146.

16. —, Sulla morfologia del Syndesmis echinorum François. Ric. Lab. Anat. Roma, Vol. 5, 1895, p. 43—68, tav. 5—6.

17. SCHMIDT, FERD., Graffilla Brauni n. sp. Arch. f. Naturg., Berlin, Jahrg. 52, Bd. 1, 1886, p. 304—318, Taf. 15, 16.

18. SHIPLEY, A. E., On some parasites found in Echinus esculentus L. Quart. Journ. of Micr. Sc., London, N.S. Vol. 44, 1901, p. 281—290, Pl. 18.

19. VEJDOVSKY, F., Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. (Zugleich ein Beitrag zur Turbellarien-Fauna Böhmens.) I. Ztschr. f. wiss. Zool., Leipzig, Bd. 60, 1895, p. 90—162, Taf. 4—7.

20. WAHL, BRUNO, Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien aus der Familie der Dalyelliiden (Vorticiden). I. Teil: Die Genera Anoplodium, Graffilla und Paravortex. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Abt., Bd. 115, Abt. 1, 1906, p. 417—473, Taf. 1—4.

21. —, Untersuchungen über den Bau der parasitischen Turbellarien aus der Familie der Dalyelliiden (Vorticiden). II. Teil: Die Genera Umagilla und Syndesmis. Ebenda, Bd. 118, Abt. 1, 1909, p. 943—965, 1 Taf.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 2.

Sämtliche Figuren sind mittels eines ABBEschen Zeichenapparates gezeichnet.

Fig. 1. Hintere Hälfte einer Seite eines Längsschnittes durch den Pharynx von *Phaenocora unipunctata* OE.; *Pe*, *Pe'*, *Pe''* die drei verschiedenen Abschnitte des Epithels des Pharynx; *Da* Darmepithel. 220-fache Vergr.

Fig. 2. Schräg geführter Schnitt durch das Hinterende des Pharynx von *Dalyellia penicilla* BRAUN; *Phl* Pharynxlumen; *Pe* epitheliale Auskleidung des Pharynxlumens; *Pz* eingesenkte hintere Zelleiber der Pharynxepithelzellen. 200-fache Vergr.

Fig. 3. Seitlich angeschnittenes Hinterende des Pharynx von *Collastoma minuta* WAHL; *Kr* die den Kropf bildenden hinteren Zelleiber der Pharynxepithelzellen (die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2). 850-fache Vergr.

Fig. 4—11. *Syndesmis echinorum* FRANÇOIS.

Fig. 4. Querschnitt durch den Ductus ejaculatorius; *Del* Lumen dieses Organes; *Ep* Epithel desselben; *Rm* Ringmuskulatur; *v* Vakuolen der Epithelzellen. 400-fache Vergr.

Fig. 5. Schematische Profilansicht der männlichen und weiblichen Geschlechtsausführungsgänge (nach Längsschnitten rekonstruiert); *Ac* Atrium commune; *Af* Atrium femininum; *Bs* Bursa seminalis (blasiger Teil); *Bs'* Bursa seminalis (großzelliger Teil); *Dc* Ductus communis; *De* Ductus ejaculatorius; *G* Genital-

porus; *Nb* Nebenblase der Bursa seminalis; *P* Penis; *Ust* stielartiger hinterer Teil des Uterus; *Ut* Uterus; *Va* Vagina; *Vd* Vas deferens. ca. 80-fache Vergr.

Fig. 6—10. 5 in größeren Zwischenräumen aufeinander folgende Schnitte durch die Region der Bursa seminalis aus einer Querschnittserie. 200-fache Vergr. *Dst* Dotterstock; *Kst* Keimstock; *St* Stiel der Nebenblase der Bursa seminalis; h_1—h_6 die 6 Sperma enthaltenden Höhlungen in dem großzelligen Teile der Bursa seminalis (die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 5).

Fig. 11. Längsschnitt durch die Einmündungsstelle der Schalendrüsen; *Af* Atrium femininum; *Dc* Ductus communis; *ed* erythrophile Drüsen; *Sd* Schalendrüsen. 200-fache Vergr.

III.

Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta.

Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem.

Von

Sergius Kuschakewitsch.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Mit Tafel 3—13 und 13 Textfiguren.

I. Einleitung.

Vor 4 Jahren schrieb R. HERTWIG (1906): „Es gibt Untersuchungen über die Entwicklung des Ovars aus der Genitalleiste [bei den Batrachiern], aber keine Untersuchungen über die entsprechenden Zustände der Hodenentwicklung. Letztere sind zwar wiederholt schon vor Jahren für die allernächste Zeit in Aussicht gestellt worden, aber soweit ich die Literatur kenne und in dem Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere zitiert finde, nie erschienen. Solange aber nicht die Entwicklungsgeschichte des Hodens exakt beschrieben worden ist, sind auch die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Ovars rücksichtlich der ersten Zustände unzulässig. Denn dann fehlt alle Sicherheit, daß nicht Anfangsstadien der Hodenentwicklung als Anfangsstadien der Eierstockentwicklung beschrieben worden sind" (p. 99).

Im Frühjahr 1907 schlug mir mein hochverehrter Lehrer Prof. R. HERTWIG vor, eine Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des Hodens bei *Rana esculenta* zu unternehmen. Dabei sollte ich einen etwas ungewöhnlichen Weg einschlagen, um mir das nötige Material zu verschaffen, nämlich nicht normal befruchtete Eier im Freien sammeln oder selbst züchten, sondern sogenannte „Spätbefruchtungskulturen" ansetzen, in welchen, wie die theoretischen Ueberlegungen von Prof. HERTWIG und seine Erfahrungen aus den vorhergehenden Jahren ihm es höchstwahrscheinlich machten, unter günstigen Bedingungen lauter Männchen entstehen müßten. Die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Hodens an solchen Kulturen, die ausschließlich aus männlichen Individuen bestehen, würde den Vorteil bieten, daß auf den Stadien, welche sich unmittelbar an die Geschlechtsdifferenzierung anschließen, keine Verwechslung des Geschlechts möglich und infolgedessen eine wichtige Fehlerquelle bei dem Seriieren der beobachteten Stadien ausgeschaltet wäre.

Also machte ich mich Mitte Mai 1907 an den Froschfang, die Befruchtungen, das Kultivieren der Eier usw. Ich setzte möglichst viele „Spätbefruchtungskulturen" an, züchtete aber auch einige normale Kulturen, da es mir schon damals schien, daß ohne vergleichende Untersuchungen an normalen Tieren die

an einem Spätbefruchtungsmaterial gewonnenen Resultate nicht einwandsfrei sein würden.

Es gelang mir nur von einem Pärchen eine genügend zahlreiche und tadellos gedeihende Spätbefruchtungskultur zu bekommen, welche es erlaubte, eine große Menge von Larven für das Studium des Entwicklungsganges auf verschiedenen Stadien abzutöten und zu gleicher Zeit eine beträchtliche Zahl von Individuen bis zum Moment zu züchten, wo das Geschlecht mühelos zu bestimmen ist, so daß man einen sicheren Aufschluß über die in der Kultur herrschenden Geschlechtsverhältnisse gewinnen konnte. Die normale Brut von demselben Pärchen, welche zur Kontrolle dienen sollte, ließ sich auch ausgezeichnet züchten. Im Herbst, wo die Metamorphose begann, konnte ich mich zu meiner Freude überzeugen, daß die erwähnte Spätbefruchtungskultur in der Tat eine rein männliche war. Also das aus dieser Kultur stammende, konservierte Material erwies sich als völlig geeignet für den Zweck, den ich am Anfange meiner Arbeit im Auge hatte.

Sobald ich mit der Untersuchung dieses Materials fertig war, fiel mir auf, daß das von mir rekonstruierte Bild der Hodenentwicklung höchst abweichend von allem erschien, was ich in den Arbeiten meiner Vorgänger fand. Da kam ich auf den Gedanken, daß der Entwicklungsvorgang der Genitaldrüsen durch die verspätete Befruchtung stark modifiziert sein könnte. Dieser Verdacht bestätigte sich, sobald ich die Entwicklungsgeschichte des Hodens in der parallelen Normalkultur untersuchte. Obgleich es bei den Tieren aus der Spätbefruchtungskultur schließlich zur Bildung eines genau so gebauten Hodens kam, wie es auch bei Normaltieren der Fall war, erwies sich der Entwicklungsgang in den beiden Fällen als sehr verschieden. Die Divergenzen schienen dabei so groß zu sein, daß ich zuerst überhaupt keine Möglichkeit sah, einen Zustand aus dem anderen abzuleiten [1]). Da ich es doch für höchst unwahrscheinlich hielt, daß durch die Spätbefruchtung ein ganz neuer Entwicklungsmodus des Hodens entstanden wäre, hielt ich es für möglich, daß man unter den normalen Kulturen solche finden könnte, in welchen der Typus der Hodenentwicklung eine Mittelstellung zwischen dem Normal- und Spätbefruchtungstypus einnehmen würde. Dann wäre es vielleicht leichter, für die vorhandenen Verschiedenheiten in den mir schon bekannten Entwicklungstypen eine annehmbare Erklärung zu geben.

Unter meinen damaligen Kulturen war nur noch eine einzige normale, in der die Tiere geschlechtlich differenziert waren. Da aber verlief die Entwicklung des Hodens genau so, wie in der ersterwähnten Normalkultur. Es blieb mir also nichts übrig, als bis zum nächsten Frühling zu warten, wo ich neue Zuchten zur

1) Ich hatte die Genitalstränge in der normalen Kultur auf den früheren Stadien nicht erkannt und ihren Anteil an der Bildung von Keimgewebe beim Männchen infolgedessen übersehen.

Verfügung haben konnte. Von Prof. HERTWIG bekam ich die liebenswürdige Erlaubnis, aus allen von ihm im Jahre 1908 für seine Geschlechtsbestimmungsversuche angesetzten Kulturen Stichproben zu nehmen, um sie in bezug auf den Entwicklungscharakter der Keimdrüsen zu untersuchen. Sobald eine Kultur mir in irgendwelcher Beziehung besonders interessant erschien, wurden mir nach Möglichkeit größere Mengen von Larven aus dieser Kultur abgetreten. Da in diesem Jahre Prof. HERTWIG etwa 40 Kulturen züchtete, habe ich über ein sehr reiches Material verfügen können. Erstens war ich infolgedessen imstande, die an meinen vorjährigen Kulturen gewonnenen Resultate einer gründlichen und ausgedehnten Prüfung zu unterwerfen, zweitens gelang es mir, das von mir postulierte Verbindungsglied zwischen dem Entwicklungsmodus in den schon untersuchten Normalkulturen und der Spätbefruchtungskultur zu finden und die Art der Wirkung der verzögerten Befruchtung zu erfassen. Die anderen Ergebnisse dieser Durchmusterung einer großen Zahl von Froschkulturen werde ich später mitteilen. Jetzt will ich aber noch eine wichtige Erkenntnis erwähnen, welche aus dieser mühseligen Arbeit resultierte. Obgleich der Gang der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen von Kultur zu Kultur gewaltige Unterschiede zeigt, bleibt er innerhalb derselben Kultur sehr konstant. Infolgedessen muß man, wenn man ein richtiges Seriieren der verschiedenen Stadien der Hodenentwicklung bei dem Frosch erzielen will, den ganzen Prozeß zuerst an den Tieren aus ein und derselben Kultur untersuchen. Ein Vergleich der verschiedenen Entwicklungstypen, die durch die Untersuchung von möglichst vielen Kulturen festgestellt sind, wird uns dann helfen, die allgemeinen Züge aller Entwicklungstypen zu erkennen. Wenn man dagegen nur auf Tiere, die im Freien gefangen sind, angewiesen ist, oder mit gemischten Kulturen zu tun hat, wird die Aufgabe, die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse beim Frosch richtig zu schildern und die Bedeutung einzelner Stadien zu verstehen, zu einer fast unlösbaren.

Unter meinen Spätbefruchtungskulturen des Jahres 1907 waren einige, in denen die meisten Tiere sich kurz nach der Metamorphose als PFLÜGERsche Hermaphroditen erwiesen. Da ich an den geschlechtlich differenzierten Kulturen gesehen hatte, was für einen mächtigen Einfluß die Spätbefruchtung auf die Entwicklung der Genitalanlage ausübt, fragte ich mich, wie die indifferent veranlagten Kulturen auf dieselbe Wirkung reagieren. Indem ich eine indifferente Spätbefruchtungskultur untersuchte, habe ich den Prozeß der Umwandlung der intermediären Drüse in einen Hoden beobachten können.

Dann wollte ich noch in Erfahrung bringen, ob auch in den intermediären Normalkulturen von *Rana esculenta* ein Prozeß der Umwandlung der PFLÜGERschen Hermaphroditen in Männchen stattfinden kann, und habe die intermediären Kulturen von Prof. HERTWIG im Jahre 1908 auf diesen Punkt

sorgfältig geprüft. Es ist mir geglückt, eine Kultur zu finden, in welcher der in Frage stehende Prozeß im Gange war. Ein genaueres Studium derselben hat erwiesen, das der Vorgang in diesem Fall etwas anders abläuft, als in dem Fall einer verspäteten Befruchtung.

Es stellte sich also heraus, daß es noch einen Modus der Hodenentwicklung bei *Rana esculenta* gibt, nämlich den durch die Vermittlung einer intermediären Anlage. Dadurch wurde auch die Entwicklung der letzteren in den Kreis meiner Untersuchungen hineingezogen. Da aber die intermediäre Drüse in ihrer Struktur einer weiblichen höchst ähnlich erscheint, war es mir kaum möglich, die spezifischen Züge der ersteren zu verstehen, ohne eine vergleichende Untersuchung des Entwicklungsvorganges der beiderlei Anlagen zu unternehmen.

Es war zuerst nicht meine Absicht, das Sexualitätsproblem zu berühren. Meine Versuche mit verzögerter Befruchtung der Froscheier sollten nur dazu dienen, das für meine embryologische Untersuchung nötige Material zu verschaffen und nebenbei die HERTWIGschen Angaben über die geschlechtsbestimmende Wirkung der Ueberreife der Eier nochmals zu prüfen. Da aber die mikroskopische Analyse der Vorgänge, welche in den Genitalanlagen der Larven aus den Spätbefruchtungskulturen stattfinden, mir erlaubte, einen tieferen Einblick in die Bedeutung des Reifegrades der Eier für die Bestimmung des Geschlechtes zu gewinnen, wurde ich veranlaßt, auch diese Frage zu behandeln, insofern sie eine unmittelbare Berührung mit meinen Untersuchungen hat.

Auf diese Weise haben sich die Grenzen meines Themas allmählich in verschiedenen Richtungen erweitert. Dafür habe ich mein Thema von vornherein in anderen Beziehungen eingeschränkt. Erstens habe ich nur die Organogenese und die Histogenese der Geschlechtsdrüsen bearbeitet und die Cytogenese vorläufig beiseite gelassen. Zweitens habe ich mich begnügt, die Entwicklungsvorgänge des ersten und teilweise des zweiten Lebensjahres zu untersuchen. Ich hoffe, das Versäumte in der nächsten Zeit nachholen zu können.

II. Geschlechtsbestimmende Faktoren bei den Batrachiern.

Historische Uebersicht.

Der erste, welcher Frösche als Versuchsmaterial für das Studium der geschlechtsbestimmenden Faktoren benützte, war BORN (1881). Er züchtete künstlich befruchtete Eier von *Rana fusca* unter verschiedenen Bedingungen von Fütterung, Durchlüftung und Temperatur. Da in seinen Zuchten unter allen Bedingungen sich ganz vorwiegend Weibchen (95 Proz. von allen 1272 Tieren, bei denen das Geschlecht zu bestimmen war) entwickelten, kam er zum folgenden

Schluß: „Es muß ein in allen Aquarien gleichmäßig wirkender Faktor vorhanden gewesen sein, der so mächtig einseitig einwirkte, daß er alle anderen, unter sonstigen Umständen vielleicht bestimmenden Einflüsse paralysierte. Als solcher präsentiert sich ungezwungen die nicht adäquate Ernährung, der ..... alle meine Larven ausgesetzt waren." Da aber von den befruchteten Eiern etwa $^3/_4$ vor der Metamorphose abgestorben waren, hat BORN den Einwand vorausgesehen, daß die Resultate der Versuche auf eine größere Sterblichkeit der männlichen Larven zurückzuführen seien. Eine solche Erklärung hält er aber für unwahrscheinlich, da dann die männlichen Larven in der Natur allein im Kampfe ums Dasein unterliegen würden. BORN glaubt vielmehr auf Grund seiner Untersuchungen, daß „eine Beeinflussung des Geschlechtes nach der Befruchtung in diesem Falle höchstwahrscheinlich ist".

Der Einfluß des Futters auf das Geschlecht bei den Batrachiern wurde später wiederholt nachuntersucht (YUNG 1883 und 1885, *Rana esculenta*; CUÉNOT 1899, *Rana fusca*; KING 1907, *Bufo lentiginosus*). Während nach dem erstgenannten Forscher der Prozentsatz der Weibchen bei Fütterung mit rein animalischer Kost (Rind-, Fisch- oder Froschfleisch) von 70 auf 75—78 Proz. resp. 81 und 92 Proz. steigen soll, stellen CUÉNOT und KING den Einfluß der Ernährung in Abrede.

PFLÜGER (1881), der sich auch mit Experimenten in bezug auf geschlechtsbestimmende Ursachen bei *Rana fusca* befaßte, fand zuerst, daß die Verhältniszahl der weiblichen und männlichen Tiere in seinen Aquarien beinahe dieselbe war, wie in der Natur. Er machte dabei darauf aufmerksam, daß es genügte, für die Sterblichkeit der männlichen und weiblichen Individuen das Verhältnis 4 zu 3 anzunehmen, um die BORNschen Resultate vollkommen zu erklären.

Bald sollte aber PFLÜGER (1882) zu einem anderen Schluß kommen. Indem er Eier von *Rana fusca* verschiedener Provenienz züchtete, fand er folgende Sexualitätsverhältnisse:

	♂	♀
Eltern aus den Umgebungen von Bonn	35,7 %	64,3 %
„ „ „ „ „ Utrecht	13 „	87 „
„ „ „ „ „ Königsberg	48,5 „	51,5 „

Dieselben Verhältnisse in der Zahl der Männchen und Weibchen herrschten auch bei den im Freien gefangenen Tieren von demselben Alter und von derselben Herkunft. Daraus zog PFLÜGER den Schluß, „daß die nach Rasse verschiedene Natur der Eltern, die Ei und Samen in sich entwickeln, maßgebend ist für den Charakter der Entwicklung der Geschlechtsorgane in den jungen Geschöpfen nach der Befruchtung, und daß eine Reihe der abnormsten Einflüsse, welche ein Ei nach der Befruchtung treffen, nichts vermögen zur Aenderung der angestammten Geschlechtsverhältnisse".

Die von PFLÜGER unternommene Untersuchung der Sexualitätsverhältnisse bei den älteren Grasfröschen aus den drei obengenannten Lokalitäten zeigte, daß die beiden Geschlechter überall ungefähr gleichstark vertreten waren. Die Hypothese von einer größeren Sterblichkeit der Weibchen nach der Metamorphose, die das Wiederherstellen der normalen Sexualitätsverhältnisse bei den Bonner und Utrechter Fröschen erklären könnte, wird dadurch widerlegt, daß bei den Königsberger diese normalen Verhältnisse schon nach der Metamorphose definitiv erreicht sind. Es bleibt also nichts übrig, als die Umwandlung eines Teiles der als Weibchen gezählten Utrechter Individuen in Männchen anzunehmen. Solche Tiere seien also als Hermaphroditen aufzufassen. Die Entdeckung von GRAAFFschen Follikeln im Hoden von jungen Utrechter Fröschen bestätigte die Hypothese PFLÜGERS.

Im selben Jahre veröffentlichte PFLÜGER (1882 a und b) seine Versuche über den geschlechtsbestimmenden Wert der Konzentration des Samens und des Reifezustandes des Eies. Im ersten Fall konnte er mit Sicherheit auf die gestellte Frage eine negative Antwort geben. Im zweiten Fall waren die Resultate nicht entscheidend. Ich werde sie im folgenden etwas ausführlicher referieren.

Schon im Jahre 1863 hatte THURY die folgenden Sätze ausgesprochen:

„1) Das Geschlecht hängt ab vom Grade der Reifung des Eies im Augenblicke, wo es von der Befruchtung getroffen wird."

„2) Das Ei, welches, wenn es befruchtet wird, noch nicht einen gewissen Grad der Reifung erreicht hat, gibt ein Weibchen; ist dieser Grad der Reifung überschritten, so gibt das Ei, wenn es befruchtet wird, ein Männchen."

Die PFLÜGER'schen Versuche erstrebten, diese Behauptungen von THURY zu prüfen. Dabei wurde von PFLÜGER in erster Linie die Methodik ausgearbeitet, um überreife Eier zu bekommen. „Man trennt die brünstigen Paare und bringt sie abgesondert in feuchtes Moos an einen dunklen, kühlen Ort .... Nur ein kleiner Teil der Weibchen laicht ab, die meisten behalten ihre Eier bei sich, bis diese im Uterus abgestorben sind."

Bei der einen Reihe von Versuchen bekam er hauptsächlich Weibchen, bei den anderen ganz überwiegend Männchen, wobei die Resultate den Erwartungen entsprachen. Da die Zahl der Versuche zu klein war, konnte der Verfasser daraus keine sicheren Schlüsse ziehen. Dabei fiel es ihm aber auf, daß die aus den überreifen Eiern stammenden Fröschchen erstaunlich häufig verkümmerte Keimdrüsen hatten, eine Beobachtung, welche, wie ich später auseinandersetzen werde, sehr wichtig ist.

In der Neuzeit hat R. HERTWIG (1905, 1906, 1907) ausgedehnte experimentelle Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Fröschen unternommen und hat dabei auch den Einfluß, welchen der Reifegrad des Eies ausübt, berücksichtigt.

Dabei wurden nicht nur überreife, sondern auch unreife Eier von *Rana temporaria* und *esculenta* benutzt. Die Ueberreife der Eier wurde durch ein Verfahren erzielt, welches dem PFLÜGERschen ähnlich war. Unreife Eier wurden von den Weibchen abgelegt, indem vor dem Eintreten der Brunstperiode entweder eine elastische Ligatur die Umarmung des Männchens ersetzte (bei *Rana temporaria*) oder die Paarung mit einem schon brünstigen italienischen Männchen stattfand (*Rana esculenta*).

Aus den dreijährigen experimentellen Untersuchungen von R. HERTWIG ergab es sich, daß aus frühreifen, sowie überreifen Eiern vorwiegend Männchen entstehen, während es zwischen diesen beiden extremen Perioden des Eilebens ein Optimum für die Bildung weiblicher Individuen gibt. Die Hauptresultate der am besten geglückten Versuche mit überreifen Eiern lassen sich auf Grund der folgenden Tabelle übersehen. In jeder Horizontalreihe (a—e) handelt es sich um Eierportionen von demselben Weibchen, welche, eine nach der anderen, in verschiedenen Zeitabständen befruchtet wurden. Die römischen Ziffern bezeichnen dabei die aufeinanderfolgenden Befruchtungen, die dazwischen eingeschobenen Zahlen die Zahl der Stunden, welche von einer Befruchtung bis zur nächsten vergangen waren.

		I		II		III		IV
1906	a)	47♀ : 32♂	72 St.	0♀ : 97♂				
1907	b)	34♀ : 47♂	6 St.	65♀ : 77♂	18 St.	156♀ : 194♂	30 St.	7♀ : 48♂
	c)	64♀ : 61♂	36 St.	101♀ : 139♂	18 St.	115♀ : 169♂		
	d)	55♀ : 52♂	18 St.	148♀ : 87♂	24 St.	71♀ : 70♂	22 St.	17♀ : 129♂
	e)	40♀ : 90♀♂ : 83♀	55 St.	10♀ : 61♀♂ : 90♂ (intermediäre Kulturen).				

Die Rudimentierung der Keimanlage wurde bei Tieren aus überreifen Eiern von diesem Verfasser öfters beobachtet.

Die Versuche mit verschiedenen Temperaturen haben R. HERTWIG keine entscheidenden Resultate geliefert.

KING (1909) konnte keine geschlechtsbestimmende Wirkung des Reifegrades der Eier in ihren Versuchen bei *Bufo lentiginosus* konstatieren. Sie fand dagegen Andeutungen dafür, daß hohe Temperatur die Entstehung der Weibchen, niedrige jene der Männchen begünstigt, was den theoretischen Erwartungen von R. HERTWIG (1905) entsprechen würde.

Es sind hier noch die statistischen Untersuchungen von SCHMITT-MARCEL (1908) zu erwähnen, der an *Rana temporaria* gefunden hat, daß, während bei frisch metamorphosierten Tieren ein Sexualitätsverhältnis von 85 Proz. Weibchen

zu 15 Proz. Männchen zu konstatieren ist, das normale Verhältnis (48 ♂ : 52 ♀) schon im Laufe des ersten Jahres nach der Metamorphose wieder hergestellt wird. Die Umwandlung von Weibchen in Männchen soll dabei durch Einschaltung des Stadiums eines PFLÜGERschen Hermaphroditen („intermediäre Form") vor sich gehen.

Nach dieser Uebersicht der Arbeiten meiner Vorgänger werde ich über meine eigenen Untersuchungen berichten.

Eigene Untersuchungen.

Ich will zuerst die von mir hierbei angewandte Methodik möglichst kurz anführen.

Die Versuchstiere wurden teilweise aus einem Weiher bei Irschinhausen (im Isartal), teilweise aus einem kleinen Wasserbecken bei Lochhausen (im Dachauer Moos) bezogen. Die drei für meine Versuche benutzten Pärchen hatten sich in der Gefangenschaft zusammengefunden. Um überreife Eier zu erzielen, wurde das PFLÜGER-HERTWIGsche Verfahren angewandt. Nachdem die Ablage eines Eierquantums stattgefunden hatte, welches für eine Kontrollkultur genügend zu sein schien, wurde die Copula getrennt, und die beiden Tiere in zwei Einmachgläser gesperrt. Man tut gut, ein bischen Wasser in die Gläser zu geben, wobei aber der konvexe Boden in der Mitte trocken bleiben muß. Die Gefäße werden in den Schatten gestellt, und die Tiere zwei- bis dreimal täglich mit frischem Wasser benetzt. Einige Weibchen fahren fort, abzulaichen, was eine Reihe von Versuchen immer vereitelt. Die zweite Befruchtung habe ich meistens am Ende des dritten oder im Laufe des vierten Tages nach der ersten Eiablage vorgenommen. Es wurde dabei künstlich befruchtet, da das Männchen, wie es die früheren Versuche von R. HERTWIG gezeigt hatten, bei dem zu sehr verzögerten Laichgeschäft gern versagte. Die künstliche Befruchtung wurde nach der folgenden, im Münchener Institut ausgearbeiteten Methode ausgeführt. Zuerst wird eine konzentrierte Hodeninfusion vorbereitet, und die Uteri des Weibchens geöffnet, wobei der Inhalt der letzteren einerseits vor dem Kontakt mit Wasser resp. Blut, andererseits vor dem Eintrocknen sorgfältig geschützt sein muß. Dann werden ein Objektträger nach dem anderen mit einer Fläche in Berührung mit der Eiermasse gesetzt. Es bleibt jedesmal eine Eierportion am Glas kleben. Die Zahl der Eier soll auf jedem Objektträger möglichst gering sein (etwa 50) und in einer Schicht ausgebreitet liegen. Schnell werden die Eier mit Samen mittelst einer Pipette bespritzt, und der Objektträger mit der freien Fläche nach unten in ein mit Wasser gefülltes, flaches Gefäß gelegt. Die Manipulation wird wiederholt, bis der Eiervorrat erschöpft ist. Nach einigen Stunden, wenn die Eihüllen tüchtig

aufgequollen sind, wird die Eierschicht von dem Objektträger vorsichtig mit dem Finger abgetrennt, wobei die Eier oben aufschwimmen. Sind sie alle mit der Pigmenthälfte nach oben orientiert, so kann das gewöhnlich als Zeichen einer gut gelungenen Befruchtung gelten. Das Füttern begann gleich nach dem Ausschlüpfen. Es wurde Salat und gekochtes Muschelfleisch gegeben.

Die erste Zeit habe ich die Larven in großen Tongefäßen bei Zimmertemperatur (17—18° C.) ohne Durchlüftung gehalten, indem das Wasser ($^1/_8$ abgekochtes Wasser + $^2/_8$ Leitungswasser) täglich gewechselt wurde. Nach drei bis vier Wochen wurden die Kulturen in Aquarien übertragen, wo durchlöcherte viereckige Tongefäße zu vier in Zinkkästen standen. Das Wasser der Kulturen wurde Tag und Nacht durchlüftet und unter ständigem langsamen Zufluß während des Tages erneuert. Tagsüber (von 8^h a. bis 9^h p.) wurden die Aquarien bis 25° C. erwärmt, dann kühlten sie sich in der Nacht bis zur Zimmertemperatur ab. Die Spätbefruchtungskulturen wurden in die geheizten Aquarien entsprechend später übertragen als die parallelen normalen.

Sobald die Tiere größer wurden und aus den flachen Tongefäßen entspringen konnten, wurden die letzteren durch tiefe Spankörbchen ersetzt. Gleich nach dem Durchbruch der Vorderbeine wurden die betreffenden Tiere herausgefischt und in Einmachegläser mit etwas Wasser gesetzt. Nach Vollendung der Metamorphose wurden sie, falls es noch nötig erschien, sie weiter zu züchten, in viereckige Glaskästen gebracht, welche mit Glasdeckeln versehen waren, und in welchen der Boden mit Muschelschalen und Moospolstern bedeckt war und das Wasser etwa 2 cm hoch stand. Da wurden sie mit kleinen, lebendigen Insekten gefüttert. Für die Tiere, welche zum Ueberwintern bestimmt waren, wurden mit dem Eintritt der kalten Tage, wo das Futter nicht mehr vorhanden war, Glaskästen eingerichtet, deren Boden mit Sand und dann noch mit Rollsteinchen überschichtet war, und die mit feuchtem Moos gefüllt waren. Sobald die Fröschchen darin übertragen und in einen kälteren Raum (5—8° C) gesetzt wurden, verkrochen sie sich und blieben bis Anfang März versteckt. Es ist selbstverständlich, darauf zu achten, daß das Moos in den Glaskästen weder verfault, noch vertrocknet. Unter solchen Bedingungen habe ich nicht über eine große Sterblichkeit zu klagen gehabt.

Da, wo ich mit parallelen miteinander zu vergleichenden Kulturen zu tun hatte, wurden selbstverständlich die gleichen Existenzbedingungen (gleiche Temperatur, Qualität und Quantität des Futters, Durchlüftung etc.) nach Möglichkeit erstrebt. Dabei will ich noch auf eines aufmerksam machen. Es empfiehlt sich, die Regel zu beobachten, daß der Wasserraum, welcher jeder Larve zur Verfügung steht, in den zwei parallelen Kulturen ungefähr der gleiche sei. Man kann sich nämlich leicht überzeugen, wie die Kulturen mit einer kleinen Zahl

von Individuen diejenigen, in denen sehr viele Tiere sind, in der Entwicklung überholen.

In den nötigen Fällen wurde die Sterblichkeit der Embryonen streng kontrolliert, zuerst bei der Auslese der abgestorbenen Eier, später durch den Vergleich zweier Zählungen, einer bald nach dem Ausschlüpfen, der anderen nach dem Abtöten aller Tiere der betreffenden Kultur.

Wie aus den Protokollauszügen (s. p. 204, Versuch A, Tabelle) näher zu sehen ist, gelang es mir, durch eine Eierüberreife von 89 Stunden den Prozentsatz der Männchen von 53 Proz. auf 100 Proz. zu steigern. Dabei überschreitet die Sterblichkeit nicht 4—6 Proz. der Ausgangszahl der Larven und die große Menge (300 Stück für die Spätbefruchtungskultur) der in bezug auf die Sexualitätsverhältnisse geprüften Individuen garantiert die Bedeutung der Ergebnisse.

Es sei dabei aufmerksam gemacht, daß dieses ganz unzweideutige Resultat an Irschinhausener Material gewonnen ist, welches in diesem (1907) sowie im nächsten Jahre in meinen Kulturen und in denen von Prof. HERTWIG sich durch die vollständige Abwesenheit von PFLÜGERschen Hermaphroditen auszeichnete.

Weniger prägnant erscheinen die Ergebnisse der zwei anderen Versuche B und C (s. Protokollauszüge). Beide Versuche wurden an Lochhausener Material gemacht, welches überhaupt eine merkwürdige Tendenz zur Bildung von intermediären Formen zeigt.

Im Versuche B, wo in den beiden parallelen Kulturen die Zahl der Individuen durch die Sterblichkeit stark dezimiert wurde, konnte eine Ueberreife von 71 Stunden keine sichtbare Wirkung auf die Sexualitätsverhältnisse der Nachkommenschaft ausüben, da in den beiden Kulturen (No. 3 und 4) alle Tiere sich als PFLÜGERsche Hermaphroditen erwiesen.

Im Versuche C, wo es mit der Sterblichkeit etwas besser steht, waren nach der Metamorphose 71 ♂ und 5 ♀♂ gefunden. Die Kultur ist als eine rein männliche zu bezeichnen, weil auch die PFLÜGERschen Hermaphroditen, wie die mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, in Umwandlung in Männchen begriffen waren. Leider habe ich für diese Spätbefruchtungskultur (No. 5) keine parallele normale. Es ist nichtsdestoweniger ganz zweifellos, daß es sich um Eimaterial handelt, welches ursprünglich veranlagt war, intermediäre Formen zu liefern. Die Schnittserien durch frühere Stadien der Keimanlagen aus dieser Kultur beweisen unzweideutig, daß alle Männchen sich aus intermediären Formen im Laufe der Entwicklung der Kaulquappen ausgebildet haben. Es steht auch mit der Tatsache in Einklang, daß alle anderen von Lochhausener Eltern stammenden Kulturen dieses Jahres intermediär waren.

Die Bedeutung der angeführten Ergebnisse meiner Versuche werde ich erst im allgemeinen Teile dieser Arbeit ausführlich besprechen können, da ich zunächst über die Resultate der mikroskopischen Untersuchung des Entwicklungsganges der Genitalanlagen der betreffenden Kulturen zu berichten habe.

III. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen.

Historische Uebersicht.

Die ersten Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Amphibien verdanken wir RATHKE (1818, 1820, 1825) und J. MÜLLER (1829, 1830), welche eine im allgemeinen richtige Beschreibung der mit bloßem Auge sichtbaren Veränderungen der Keimanlagen gegeben haben. Was aber die inneren Vorgänge betrifft, so haben die Ergebnisse der genannten Forscher nur historisches Interesse, weshalb ich mich mit denselben nicht weiter beschäftigen werde. Ich wende mich zu den grundlegenden Untersuchungen von V. WITTICH (1853), die ich wegen ihrer Wichtigkeit ausführlich referieren will.

V. WITTICH beginnt die Schilderung der Entwicklung der Keimdrüse mit dem Stadium, in dem die Fettkörperanlage schon abgetrennt erscheint und die eigentliche Genitalanlage eine dünne, für beide Geschlechter gleich gebaute Leiste darstellt. Beide Abschnitte „bestehen aus dicht aneinander gelagerten großen kernhaltigen Zellen, deren Inhalt ein feingekörntes Aussehen bietet". Die Zellmasse der Genitalleiste ordnet sich zu einem Zylinder [Hohlzylinder], in dessen Hohlraum „eine äußerst lebhafte Entwicklung neuer, sehr kernhaltiger Zellen beginnt, die oft schon eine täuschende Aehnlichkeit mit jungen Eiern zeigen".

„Bei den weiblichen Tieren bleibt der einmal eingeschlagene Entwicklungsgang auch ferner." Die Keimelemente werden mit Dotter versehen und, indem sie die anfänglich das ganze Organ zusammensetzende Zellmasse verdrängen, bekommen sie von den umlagernden Zellen die epitheliale Auskleidung. Hand in Hand mit diesen Strukturveränderungen wird die Ovarialanlage unter starkem Wachstum zu einem platten bandförmigen gekräuselten Organ. Die übrige Zellmasse der Keimleiste liefert das bindegewebige Stroma.

Bei den Männchen „ist die sich in der Geschlechtsdrüse aussprechende weibliche Tendenz nur ganz vorübergehend, da sich sehr bald . . . . . . in dem der Rückenwand anliegenden Teile [d. h. am Hilus] ein anfangs, wie es scheint, einfach röhriges Organ bildet [System von Genitalsträngen?], das der Niere parallel verläuft, keineswegs aber . . . . . die ganze nach der Oberfläche zu gelegene Zellenmasse in seinen Bildungsprozeß hineinzieht. Vielmehr umgibt eine ziemlich

starke Schicht jener ersten Zellen [Keimepithel?] als ein mäßig breiter Saum diese erste Anlage der männlichen Geschlechtsdrüse."

„Wir sehen jenen ursprünglich zylindrischen Apparat seine gleichmäßige Ausdehnung hier und da aufgeben, während in der übrigen Masse sich Höhlungen gruppieren, deren Wandungen von kernhaltigen Zellen gebildet werden und die von ähnlichen Zellen erfüllt sind [Hodenampullen?]. Hier und da bemerkt man ..... direkte Verbindungen jenes Kanales mit den eben beschriebenen Höhlungen. Immer aber sind die diesen Apparat bildenden Zellen [Spermatogonien] durch ihre Größe wesentlich von jenen ersten [Ovocyten] verschieden, die allmählich ..... verschwinden, so daß schließlich nur noch eine ziemlich feste Kapsel den nun bohnenförmig gestalteten Hoden umgibt."

Bei *Bombinator igneus* „ändern sich in jenen ersten geschlechtslosen Zeiten die ersten fadenförmigen Anlagen der Geschlechtsdrüsen in ihrer äußeren Gestalt sehr bald, indem sie sich nicht der Bohnenform nähern, sondern als bandförmige Gebilde wellenförmig sich erhebend gekraust erscheinen, und zwar ist diese Form beiden Geschlechtern eigen [PFLÜGERsche Hermaphroditen?], selbst in Zeiten, in denen man sie eben bereits voneinander unterscheiden kann. Die histologische Entwicklung ist wesentlich dieselbe [wie bei den übrigen Batrachiern], nur spricht sich bei den männlichen Larven jene weibliche Tendenz des oberflächlichen Teiles der Geschlechtsdrüsenanlagen noch entschiedener aus und ist nicht so schnell vorübergehend ..... Histologisch besteht diese oberflächliche, von einer äußeren Hülle bedeckte Schicht aus jenen schon oben erwähnten großen zelligen Gebilden [d. h. weiblichen Auxocyten], die zwischen kleinen Zellen gelagert sind. Später schwinden sie jedoch wie bei jenen früher erwähnten Batrachiern, und bei völlig ausgewachsenen Tieren hat der Hoden hier wie dort jene einfach bohnenförmige Gestalt und ist mit einer sehr pigmentreichen straffen Kapsel umgeben."

Indem v. WITTICH die JACOBSONsche Deutung des BIDDERschen Organs der Kröten als einer nur häufig vorkommenden Mißbildung bestreitet und dasselbe als ein rudimentäres Ovarium auffaßt, betont er

„1. daß jene ...... ursprünglich morphologisch und histologisch vollkommen indifferente Geschlechtsdrüsenanlage die Bedingungen für beide Geschlechter enthält;

2. daß dieselbe auch bei den Männchen in ihrer peripheren Schicht eine entschieden weibliche Tendenz zeigte, die sich bei *Rana* und *Triton* jedoch nur ganz vorübergehend durch eine lebhafte Zellenentwicklung geltend macht, bei *Bombinator* schon deutlich hervortritt und es bei den ...... Kröten geradezu zur Bildung eines rudimentären Ovariums [BIDDERsches Organ] kommen läßt."

„Es ist übrigens wohl mehr als wahrscheinlich, obwohl vorläufig durch

keine direkte Beobachtung festzustellen[1]), daß in gleicher Weise, wie das periphere Blatt der indifferenten Geschlechtsdrüsenanlagen bei allen den Boden und die Bedingungen für die weibliche Drüse bildet, so auch bei allen die zentralen Schichten, auch bei den späteren Weibchen, die Bedingungen einer männlichen Geschlechtsdrüse tragen, die aber eben nur bei den Männchen zur vollen Ausbildung kommt, bei den Weibchen hingegen frühzeitig verkümmert."

Daraus zieht v. WITTICH den Schluß, „daß bei allen [Batrachiern] ein gewisser unvollkommener Hermaphroditismus der vollen Geschlechtsreife vorausgeht, der jedoch nur bei einzelnen Arten selbst das Larvenleben noch überdauert, bei anderen dagegen als Norm für die ganze Lebenszeit bleibt".

In der großen Arbeit von WALDEYER (1870) finden wir nur spärliche Angaben über die spätere Eierstockentwicklung der Batrachier. Bei *Rana temporaria* und *esculenta* fand er unter dem Peritonealepithel gelagerte Inseln von besonderen Zellen, die sich hier und da zwischen ausgebildeten Eiern hinzogen. Indem er großkernige Zellen (Eizellen) in diesen Inseln sah, hielt er die letzteren für PFLÜGERsche Schläuche. Er beobachtete auch die Zerlegung derselben in einzelne Primordialfollikel. Aehnliche Verhältnisse konnte er auch bei Tritonarten konstatieren.

Eine ausführliche Darstellung der Entstehung und der Entwicklung der Keimdrüse bei *Bombinator igneus* wurde von GÖTTE (1875) gegeben.

Die von Anfang an paarigen Genitalanlagen haben als Mutterboden die sogenannte Urogenitalfalte, d. h. den medialen Rand der gespalteten Seitenplatten, wo das Visceral- und Parietalblatt aneinanderstoßen und wo die Zellen groß und dotterreich bleiben. Nachdem während der Vereinigung der beiden Kardinalvenen zur Vena cava posterior ein Teil der Seitenplatten als nephrogenes Gewebe abgetrennt wird, rücken die übrig gebliebenen Elemente der Urogenitalfalte an der Radix mesenterii zusammen und bilden jederseits eine lange Leiste, welcher die großen Zellen ein traubenförmiges Aussehen verleihen. Bald trennt sich der progonale Abschnitt ab. Auf diesem Stadium erscheint die Genitalleiste als eine einheitliche Anlage, die aus kleinen untereinander gleichen Elementen besteht.

Bald treten in dieser indifferenten Masse „Umbildungsherde" auf. Einzelne Gruppen von Zellen verschmelzen unter Flüssigkeitsaufnahme mit ihren Plasmakörpern und Kernen. Indem die umgebenden Zellen sich abplatten und eine Art von Hüllen bilden, werden die Eifollikel konstituiert. Erst wenn die Zahl der Follikel sehr groß ist, erscheint im Inneren der Genitalanlage eine Bindegewebsleiste, die vom retroperitonealen Bindegewebe zu entstehen scheint. Diese Leiste

1) Im Original nicht gesperrt.

bildet Scheidewände zwischen den einzelnen Keimdrüsenabschnitten und in der Leiste selbst entwickeln sich mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume[1]).

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung bildet sich in dem Inneren der Follikel die Dottersubstanz und das Pigment. Dann verschwindet der Kern und wir bekommen ein Gebilde, welches „aus einer gleichartigen und in keinem Teile organisierten Masse besteht".

Die Entwicklung des Hodens fängt in gleicher Weise an. Nur bleibt die Entwicklung der angelegten Follikel auf einer viel früheren Entwicklungsstufe stehen. Dann kommt die Verschmelzung von einzelnen Follikeln zu größeren vielkernigen Einheiten („große Follikel") „an denen oft die Spuren der Verschmelzung aus einer Gruppe kleinerer in den Resten ihrer früheren Wände deutlich wahrzunehmen sind, und welche daher geräumige und unregelmäßig ausgebuchtete Höhlungen ...... darstellen". GÖTTE glaubt, „daß in den beschriebenen schlauchförmigen Höhlen die Anlagen der Hodenschläuche unzweifelhaft erkannt werden dürfen".

In den spermatogenetischen Untersuchungen von V. LA VALETTE ST. GEORGE (1876) finden wir einige Angaben über die letzten Stadien der Hodenentwicklung bei verschiedenen Batrachiern (hauptsächlich bei *Rana temporaria*) dicht vor dem Eintreten der Geschlechtsreife (resp. Wiedereintreten der Geschlechtstätigkeit). Er geht von einem Stadium aus, auf welchem die Wandung der jungen Hodenkanälchen aus einem „Keimlager" von Zellen mit großem, rundem hellen Kerne besteht. Dann kommt es zur Bildung von „Cysten", indem einzelne Zellen (Anlagen von Cysten) von ihren Nachbarn umwachsen werden, welche die Follikelhülle konstituieren. Dann teilen sich die zentralen Cystenzellen auf indirekte Weise (maulbeerförmige Kerne treten dabei auf). Eine der Tochterzellen bleibt wieder im Zentrum (Spermatogonie), die übrigen legen sich als eine zweite Hülle („Cystenhülle") um sie zusammen herum. Durch wiederholte direkte Teilungen zerfällt die Spermatogonie in einen Haufen von Tochterzellen (Spermatocyten), welche nunmehr den Inhalt der Cysten bilden und später zu den Spermatozoen werden.

Es sind dann weiter der Vollständigkeit wegen die Arbeiten von SPENGEL, O. HERTWIG und BRANDT zu nennen, in welchen manches über die spätere Eierstockentwicklung zu finden ist. So stellt SPENGEL (1876) bei Coecilien, geschwänzten und ungeschwänzten Batrachiern das Vorhandensein eines Keimepithels fest, welches die Bildungsstätte der Primordialeier darstellt. O. HERTWIG (1877) behauptet, PFLÜGERsche Schläuche bei *Rana temporaria* gesehen zu haben.

---

1) Nach GÖTTE kann also weder von einem Keimepithel, noch von PFLÜGERschen Schläuchen die Rede sein.

BRANDT (1878) findet zwar in den Eierstockwänden kleine Inseln von jungen Keimelementen, leugnet aber, daß PFLÜGERsche Schläuche vorhanden sind.

FÜRBRINGER (1877) behandelt zwar in seiner Publikation nur die Entwicklung der Exkretionsorgane der Amphibien, da er aber auf seinen Abbildungen der Schnitte über die Genitalregion von Salamanderlarven auch die Keimanlagen darstellt, sind wir imstande, seinen Tafeln manches für uns Interessante zu entnehmen. Auf den frühesten von ihm abgebildeten Stadien (14—18 mm lange Embryonen, Fig. 18—21) sehen wir jederseits ein Häufchen von großen, Dotterplättchen führenden großkernigen Zellen (Ureier) im Axialmesenchym medial von den WOLFFschen Gängen liegen. Auf seiner Fig. 26 (Embryo von 18 mm) ist der Beginn der Einstülpung der Genitalanlage in die Leibeshöhle wahrzunehmen. Auf der Fig. 27 (Larve von 21 mm) ist dieser Prozeß vollendet und die Genitalanlagen erscheinen im Querschnitte birnförmig. Es sind der Peritonealüberzug und das Keimgewebe zu unterscheiden, welches aus Ureiern und kleinzelligen Elementen besteht. Auf der rechten Seite der Figur ist ein Genitalstrang deutlich abgebildet.

KOLESSNIKOW (1878) untersuchte verhältnismäßig frühe Stadien der Keimdrüsenentwicklung bei verschiedenen Batrachierarten. Er faßt die ersten fadenförmigen Keimdrüsenanlagen als lokalisierte Verdickungen des zylindrischen Epithels auf, welches die innere Oberfläche des WOLFFschen Körpers überzieht. Querschnitte durch die soeben angelegten Drüsen zeigen, daß dieselben aus zwei scharf voneinander getrennten Zellschichten bestehen — dem Keimepithel und dem bindegewebigen Stroma. Indem das Stroma schneller als das Keimepithel wächst, wird das letztere auf einzelne kleinere Inseln verteilt und die Stromazellen treten als Endothelzellen auf der Oberfläche der Drüse hervor. Die Eier werden durch das Wachstum einzelner Keimepithelzellen gebildet. PFLÜGERsche Schläuche hat dieser Verfasser auch gesehen, mißt ihnen aber keine große Rolle bei.

BALBIANI (1879), welcher die Spermatogenese der Amphibien erörtert, glaubt, daß die Spermatozoen nicht direkt von der „Spermatogonie" von V. LA VALETTE ST. GEORGE abstammen, sondern von den Follikelzellen, welche durch die Abkömmlinge der „Spermatogonie" befruchtet werden.

VALAORITIS (1879), welcher Eierstöcke von geschlechtlich untätigen und dann geschlechtsreifen Salamandern vergleichend untersuchte, findet keine Uebergänge zwischen Peritonealepithelzellen und Eizellen. Die letzteren sollen nach ihm von Leukocyten stammen.

Sehr eingehend wurde der Entwicklungsgang der Genitaldrüsen bei den Batrachiern von NUSSBAUM (1880) untersucht. Er fand in den Drüsenanlagen von 14 mm langen Larven von *Rana fusca* zweierlei Elemente, die voneinander scharf zu unterscheiden und durch keine Uebergänge verbunden waren. 1) Die

„Geschlechtszellen", welche durch die Größe des Zelleibes und des Kernes auffielen, sowie dadurch, daß sie Dotterplättchen führten, wenn alle anderen Elemente des Körpers keine mehr hatten. 2) Die „Peritonealzellen", welche „in allem mit dem zelligen Belag an anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle übereinstimmen". Sich auf die Aehnlichkeit der „Geschlechtszellen" mit den ersten Furchungskugeln des Eies stützend, leitet der Verfasser die ersteren von den letzteren direkt ab. Er glaubt dabei, daß spätere Generationen der Keimelemente Abkömmlinge dieser primären „Geschlechtszellen" seien.

Indem dieselben von den ersten beobachteten Stadien an Teilungen durchmachen, werden zuerst die Tochterelemente jedesmal durch kleine „Peritonealzellen" voneinander getrennt. Dann, von einem bestimmten Momente an (23 mm lange Larven), bleiben die Teilungsprodukte innerhalb einer von „Peritonealzellen" gebildeten Kapsel beisammen liegen (Nesterbildung) und durchlaufen innerhalb derselben eine Reihe von Veränderungen, bis die Kerne der Geschlechtszellen maulbeerförmig werden. Nachher kommt es zur direkten Teilung der „Geschlechtszellen". Eine der auf diese Weise entstandenen Tochterzellen vergrößert sich und wird zum Ei resp. zur Spermatogonie, indem die übrigen sich um sie herum zu einem Follikelepithel zusammenfügen.

Von jetzt an beginnt eine Geschlechtsdifferenzierung sichtbar zu werden. Die Eizelle wächst sehr stark und speichert Dotterelemente auf. Von der Kapsel her wird eine bindegewebige Hülle um jeden Follikel gebildet und die Kapseln lösen sich in einzelne Eier auf [1]).

Die Spermatogonien bleiben klein, die großen Kapseln werden in kleinere Abteilungen zerlegt, welche zu Hodenampullen werden.

In seinen spermatogenetischen Untersuchungen an *Rana temporaria* gelangt DUVAL (1880) zu der Ansicht, daß die Spermatogonien von V. LA VALETTE ST. GEORGE durch Umwandlung der kleinen „Follikelzellen" entstehen.

IWAKAWA (1882), der bei erwachsenen Tritonen die Frage nach der Herkunft der Eier behandelt, kommt zum Schluß, daß dieselben Derivate eines Keimepithels seien.

HOFFMANN (1886) hat die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsdrüsen bei verschiedenen Urodelen- und Anurenarten untersucht. Was die Anuren anbelangt, so fängt er seine Beschreibung mit dem Stadium der Genitalfalte an, welche aus großen und kleinen Geschlechtselementen besteht. Diese stellen die

---

1) BOUIN (1901) gibt folgende Wiedergabe der diesbezüglichen Beobachtungen von NUSSBAUM: „Lors de cette différenciation [d. h. Nesterbildung] les limites cellulaires disparaissent, puis un des noyaux prend immédiatement une prépondérance marquée et se développe en ovogonie, tandis que les autres cellules du nid vont former les cellules de la granulosa." Hier herrscht zweifellos ein Mißverständnis, welches auch bei DUSTIN (1907, p. 414) auftaucht.

Ureier resp. Follikelzellen dar und sind durch alle möglichen Uebergänge miteinander verbunden, so daß ein genetischer Zusammenhang zwischen beiderlei Zellen anzunehmen sei. Die Anlage wächst und wird im Querschnitt birnförmig. Von den MALPIGHIschen Körperchen der Niere wachsen epitheliale Schläuche (Genitalstränge) in die Keimleiste hinein, und zugleich bilden sich die Ureier unter Vermehrung und Vergrößerung in Zellnester um.

Bei den künftigen Weibchen entwickeln sich die „Genitalkanäle" (Genitalhöhlen) frühzeitig, während im Hoden die „Genitalkanäle" sich nicht entfalten.

In jedem Ovarialneste wird nur eine Zelle zum Ei, die übrigen bilden eine Follikelhülle um sie herum [1]). Die Elemente der Hodennester werden ebenfalls zu zwei Arten von Zellen — Spermatogonien (mehrere in jedem Nest) und Umhüllungszellen.

Die Verhältnisse sind bei den Urodelen nur insofern abweichend, als die Geschlechtsdifferenzierung früher eintritt und es im Ovarium überhaupt zu keiner Nesterbildung kommt, indem die „Ureier" sich sehr bald zu „Eierstockeiern" mit ihren Follikelhüllen entwickeln.

Bei KNAPPE (1886), der sich speziell mit der Anatomie und Entwicklungsgeschichte des BIDDERschen Organs beschäftigt, finden wir auch die früheren Stadien der Entwicklung der indifferenten Genitalanlage. Auf seinem Anfangsstadium „gewahrt man seitlich von den WOLFFschen Gängen und in der Mediallinie des Körpers eine Anzahl neben- und hintereinander liegender fadenförmig angeordneter Zellen, welche durch ihre Lage ungefähr im mittleren und hinteren Drittel der Leibeshöhle frei in diese hineinhängend, auffallen". Diese Zellen entsprechen den „Geschlechtszellen" von NUSSBAUM. Die Nesterbildung wird wie von dem letztgenannten Autor beschrieben.

Von diesem Stadium an kommt bei KNAPPE nur das BIDDERsche Organ in Betracht. Die Kerne der Nesterzellen teilen sich auf direkte Weise. Ein Kern in jeder so zustande gekommenen Kerngruppe wächst und wird zum Eikern, indem er eine größere Plasmamenge als Zelleib bekommt. Seine Geschwisterkerne bleiben klein und nehmen an der Bildung der Follikelhülle teil [2]).

SEMON (1891) beobachtete bei *Ichthyophis*, daß die Genitalanlage als eine lokalisierte Wucherung des Cölomepithels entsteht, wobei eine Vermehrung der Peritonealzellen sowie die Umwandlung eines Teiles derselben in Ureier und Austritt derselben aus dem Epithelialverband stattfindet. Bei dem weiteren

1) DUSTIN (1907, p. 493) führt HOFFMANN unter den Autoren an, welche die pluricelluläre Herkunft der Ovocyte behauptet hätten. Das ist entschieden unrichtig.

2) BOUIN (1901) scheint die Beschreibung von KNAPPE nicht ganz richtig verstanden zu haben. Er sagt: „suivant . . . . . KNAPPE . . . . . l'ovocyte prendrait naissance aux dépends de toutes les cellules d'un nid qui se fusionneraient les unes avec les autres." KNAPPE hat das nirgends behauptet. Der Fehler ist auch in die Arbeit von DUSTIN (1907, p. 414) hinübergegangen.

Wachstum der Anlage wird diese zu einer in die Leibeshöhle hineinragenden Keimfalte. Es lokalisieren sich dabei die Ureier an ihrer lateralen Oberfläche längs einer kopfkaudal gerichteten Linie, in der bald eine sekundäre Falte, die eigentliche Anlage der Keimdrüse, entsteht. Die übrigen Teile der Keimfalte führen keine Keimzellen und werden zum Fettkörper.

Von den MALPIGHIschen Körperchen ziehen solide Genitalstränge in die Keimfalte hinein, die untereinander anastomosieren. Noch während des indifferenten Zustandes der Keimfalten beginnt eine reichliche Vermehrung der Keimzellen, die zur Bildung von Keimzellnestern führt.

Die Ausbildung des Hodens aus der indifferenten Keimanlage läuft darauf hinaus, daß die Keimzellnester zu Hodenampullen werden. An der Bildung der Ampullenwand nehmen außer den Keimzellen auch gewöhnliche Epithelialzellen teil, welche durch Umwandlung immer neue Genitalelemente liefern. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die Ampullenzellen zu Spermatocysten.

Charakteristisch für den Eierstock bei seiner Differenzierung aus der indifferenten Genitalanlage erscheint vor allen Dingen die Auflösung der Kernzellnester in ungeheuer vergrößerte, mit einer Follikelmembran umgebene Elemente — junge Eizellen [1]).

BATAILLON (1891) beschäftigt sich in seinen Studien über die Metamorphose der Anuren auch mit der Ovogenese derselben. Nach ihm kommt es nach einer Vermehrung der Ovogonien („ovule primordial") unter Nesterbildung zu einer Verschmelzung aller Elemente jedes Nestes zu einer einzigen Zelle, dem künftigen Ei („ovule primitif").

Nach GEMMILL (1896) geht die Differenzierung des Geschlechtes bei *Pelobates* in folgender Weise vor sich. Beim Weibchen „bleiben die primitiven Keimzellen in der Nähe der Drüsenoberfläche, während das Innere der Drüse von weit lockererem Gewebe ausgefüllt wird, als dies in entsprechenden Stadien beim Hoden der Fall ist". Indem Genitalstränge von der Niere in die Ovarialanlage einwachsen, „macht das Gewebe im Inneren der letzteren ihnen Platz, indem seine Elemente zu regelmäßigen Hohlräumen auseinander weichen ..... Gleichzeitig schiebt sich das Epithel der Sexualstränge in der Weise vor, daß es die Wände der erwähnten Hohlräume allmählich vollständig auskleidet". Die Hodenanlage bleibt dagegen kompakt, indem sie voll dichtgedrängter Keimelemente ist und die Genitalstränge zuerst in Form eines Systems von engen Kanälen in ihr auftreten.

---

1) Alle auf der äußeren Form der Anlagen sowie auf dem Verhalten der Ausführungskanäle beruhenden Unterschiede der männlichen und weiblichen Keimdrüsen habe ich in dieser Wiedergabe außer acht gelassen.

Der weitere Entwicklungsgang wird vom Verfasser nur für die Ovarialanlage verfolgt. Nach der Nesterbildung entsteht unter allen Zellen jedes Nestes ein „Kampf ums Dasein", in welchem eine oder jedenfalls sehr wenige derselben die Oberhand gewinnen und zu Eiern werden, während die übrigen teilweise degenerieren und als Nahrung für die bevorzugten dienen, teilweise eine Rückbildung erfahren und sich an dem Aufbau der Follikelhülle beteiligen.

In seiner spermatogenetischen Arbeit bestätigt MEVES (1896) bei *Salamandra* im großen und ganzen die Angaben von V. LA VALETTE ST. GEORGE (1876) über die Bildung von Spermatocysten in den Hodenampullen. Nur anstatt einer direkten Teilung der Spermatogonie, welche allen Keimzellen der Spermatocyste den Ursprung gibt, wird eine indirekte Teilung angenommen.

Auf Grund von Beobachtungen an einem anormalen Ovar von *Rana esculenta*, in welchem sich unter anderem viele mehrkernige Ovocyten fanden, kommt EISMOND (1898) zum Schluß, daß folgende drei Möglichkeiten für die Ovocytenbildung bestehen. 1) Sie können sich aus Nesterzellen entwickeln, unter Wachstum einer der letzteren und Resorption der anderen, oder 2) aus primären Keimzellen, ohne daß es zur Nesterbildung käme, oder endlich 3) sie können durch Verschmelzung mehrerer Nesterzellen entstehen.

FRIEDMANN (1898) beschreibt in den Hoden erwachsener *Rana esculenta* besondere „Kanäle . . . . ., die man namentlich in der Zeit vom Juni bis Oktober oft und in großer Anzahl, bald mitten zwischen den funktionierenden Hodentubuli eingelagert, bald nur an einem Rande des Hodens einen kleineren Komplex bildend, vorfindet. Es sind dies Kanäle, ... die, wenn sie nur in geringem Umfange getroffen sind, bei schwächerer Vergrößerung scheinbar von einem gewöhnlichen Zylinderepithel mit länglichen Kernen und nicht nachweisbaren Zellgrenzen ausgekleidet sind. . . . . . Nun finden sich aber oft, doch stets in geringerer Zahl, zwischen jenen scheinbar wenig charakteristischen Wandelementen . . . . . große . . . . . Spermatogonien, und die ersterwähnten länglichen Wandkerne zeigen bei genauerer Untersuchung all die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Follikelzellen des Amphibienhodens. . . . . . Außerdem kommen in diesen Drüsenkanälen, meist nahe dem Lumen, noch hin und wieder von Osmiumsäure diffus stark gebräunte Zellen vor, die vielleicht dem Untergang anheimfallen." Mit den letzteren hat sich FRIEDMANN nicht genauer beschäftigt.

Dieser Autor hält die in Betracht kommenden Kanäle für neugebildete junge Hodentubuli. In ihnen ist auch eine reichliche Ablagerung von Fetttröpfchen zu finden, welche Hand in Hand mit der Vermehrung der Spermatogonien verbraucht werden.

BOUIN (1901) verdanken wir eine ausführliche Beschreibung der Eierstocksentwicklung bei *Rana temporaria*, in welcher auch die erste Anlage der Geschlechtsdrüse berücksichtigt ist.

Als solche wird von diesem Verfasser ein unpaares Gebilde dargestellt, welches bei 10 mm langen Kaulquappen in Form eines dreikantigen Prismas im letzten Drittel des Rumpfes zu finden ist. Dieses Prisma ruht mit einer Kante auf der unpaaren Vena supraintestinalis und stößt mit den zwei anderen an die beiden Venae cardinales. Es ist aus großen, großkernigen, mit Dotterplättchen vollgepfropften Zellen zusammengesetzt und seine zwei unteren Flächen sind von den beiden Mesenterialepithellamellen überzogen. Ueber den Ursprung der großen Zellen dieser Anlage kann er nichts Bestimmtes behaupten, hält es aber nicht für ausgeschlossen, daß dieselben immigrierte Dottersackelemente seien. Jedenfalls stellen sie die Ureier dar.

Es fangen bald andere Elemente an, sich diesen ersteren zuzugesellen. Erstens wandelt sich ein Teil der angrenzenden Peritoneal- und Mesenchymzellen unter starkem Wachstum und Dotteraufspeicherung in die oben beschriebenen Ureier um, ein anderer Teil derselben Elemente schiebt sich zwischen die letzteren ein und bildet die sogenannten „petites cellules germinatives".

Es beginnt dann die unpaare Anlage sich in dorsoventraler Richtung abzuplatten und zerlegt sich in zwei Wülste, welche rechts und links vom Mesenterium in die Leibeshöhle hineinragen. Die zuerst im Querschnitte hemisphärischen Genitalwülste werden allmählich gestielt, birnförmig. Sie sind von keinem Peritoneum überzogen, da dasselbe auf der entsprechenden Strecke im Prozeß der Keimzellen- resp. Follikelzellenbildung total aufgebraucht wurde. Unterdessen haben die Keimelemente ihre Dotterplättchen resorbiert.

Dann fangen Mesenchymelemente aus dem „espace périwolffien" an, in die Keimleiste zu immigrieren. Ein Teil dieses Mesenchyms gibt dem bindegewebigen Stroma Ursprung, aus dem anderen Teil bilden sich die zuerst kompakten Genitalstränge. Die Keimelemente sind zu dieser Zeit zu einem Keimepithel zusammengefügt, welches von innen durch eine Membran abgegrenzt erscheint. Nach einer Periode von Vermehrung der Keimzellen durch indirekte Teilung sowie durch Umbildung von kleinen indifferenten findet der Prozeß der sogenannten „ponte d'ovules primordiaux" statt, d. h. das Ausstoßen vieler degenerierter Ureier in die Leibeshöhle. Dadurch wird die Zahl der Keimelemente bedeutend reduziert.

Wie sich BOUIN die Entstehung der geschlechtlichen Differenzierung denkt, werde ich unten in einem anderen Zusammenhang bringen.

Von diesem Stadium an beschäftigt sich dieser Verfasser nur mit der Entwicklung des Eierstocks. In den Genitalsträngen desselben entstehen die Genitalhöhlen, im Keimgewebe die „Nester". Alle Zellen des Nestes machen die ersten

Stadien der Wachstumsperiode durch, aber nur einige von ihnen werden zu Eiern, indem die anderen einer Degeneration anheimfallen. Die Zellnester lösen sich allmählich in einzelne Ovocyten auf, welche von zwei Hüllen umgeben sind: einer inneren (Granulosa), aus den kleinen Follikelzellen zusammengesetzt, und einer äußeren (Theca) aus Bindegewebselementen.

STEPHAN (1902) nimmt eine fortwährende Neubildung von Spermatogonien aus den kleinen Follikelzellen im Krötenhoden an.

Bei HALL (1904), der sich eigentlich mit der Entwicklung des Mesonephros und des MÜLLERschen Ganges bei Amphibien (*Amblystoma, Rana, Hyla*) beschäftigt, finden wir Angaben über den Ursprung der Genitalanlagen. Als Bildungsstätte derselben werden die dorso-medialen Portionen der Seitenplatten bezeichnet, in denen die Zellen der Splanchno- sowie Somatopleura zu charakteristischen Keimelementen werden.

Aus der interessanten morphologisch-experimentellen Arbeit von NUSSBAUM (1906) über die Batrachierhoden wollen wir nur das entnehmen, was die sogenannte „Regeneration" der Hodenampullen zum Gegenstand hat. Mit V. LA VALETTE ST. GEORGE nimmt dieser Verfasser an, daß die Regeneration bei den Anuren „von den zwischen den reifen Samenbündeln zurückgebliebenen Spermatogonien ihren Ausgang nehme". Bei den Urodelen dagegen bleiben nach der Ampullen- und Cystenbildung sogenannte „Restspermatogonien" in den Ampullen an der Stelle zurück, wo die Ampulle in den Ausführungsgang mündet. Diese Restspermatogonien vermehren sich und sollen als Ausgangsmaterial für die Bildung der neuen Ampullencysten dienen.

BUGNION und POPOFF (1907) glauben, daß der Inhalt jeder Hodenampulle (bei *Salamandra*) von einer einzigen Keimzelle stamme, ebenso wie später die gesamten Spermatocyten jeder Spermatocyste.

DUSTIN (1907) hat eine sorgfältige Prüfung der Frage von der Entstehung der Urkeimzellen an *Triton alpestris, Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* unternommen. Er hat dabei gefunden, daß die ersten Genitalanlagen paarig sind und durch die medialen Randstreifen der Seitenplatten in der Genitalregion dargestellt werden. Bei *Bufo* erstrecken sich die Cölomspalten in diese Anlagen, Andeutungen davon sind auch bei *Rana* wahrzunehmen. Die Elemente dieser primären Genitalanlagen sind denen des Dottersacks ähnlich. Im Laufe der Entwicklung treffen sich die beiderseitigen Genitalanlagen in der Sagittalebene, wo sie zu einem unpaaren Gebilde verschmelzen, welches der „ébauche primordiale impaire" von BOUIN genau entspricht. Die Zerlegung derselben in die zwei Genitalleisten wird genau wie bei dem letzterwähnten Autor geschildert. Da kommt es zu einem Stadium, auf welchem sehr viele Urgeschlechtszellen degenerieren. Es folgt dann

eine rege Neubildung von Keimelementen aus Peritonealzellen. Die Genitalzellen beiderlei Ursprungs legen sich zu einem echten Keimepithel zusammen.

Beim Weibchen werden unter Beschleunigung des Teilungstempos die Keimzellnester gebildet, in welchen dann bald die Keimelemente in die Wachstumsperiode eintreten. Beim Männchen gehen die Teilungen längere Zeit langsam vor sich und es kommt zur Bildung eines kompakten Organs, in welchem die Keimzellen mit den kleinen Elementen vermischt sind.

Nach ALLEN (1907) stammt bei *Rana pipiens* das Zellmaterial der unpaaren Genitalanlage, welche als Ausgangspunkt in den BOUINschen Untersuchungen diente, von einer medianen dorsalen Leiste des Dottersacks. Die Leiste wird von der übrigen Dottermasse zu einer Zeit abgetrennt, wo die beiderseitigen Seitenplatten sich mit ihren medialen Rändern zur Mesenteriumbildung zusammenlegen. Die Dotterzellen der unpaaren Genitalanlage sollen die einzigen Vorfahren der späteren Keimzellgenerationen sein, da keine Umbildung von kleineren Nachbarzellen in typische Urkeimzellen zu beobachten ist.

Genau so schildert die Herkunft der medianen unpaaren Genitalanlage auch KING (1908) bei *Bufo lentiginosus*. Die kleinen Elemente, welche sich in derselben mit den großen dotterreichen Urkeimzellen zusammen finden, sollen nachträglich in die Anlage eingewandert sein. Es sind keine Uebergänge zwischen den beiden Zellarten zu konstatieren.

Die Verdoppelung der Genitalanlage und die Bildung der beiden Genitalleisten wird in Uebereinstimmung mit BOUIN und DUSTIN geschildert. Die ersten Zeichen der Geschlechtsdifferenzierung bestehen darin, daß die Keimzellen bei den jungen Weibchen sich an der Peripherie der Geschlechtsanlage anordnen, indem der Zentralraum mit kleinen Zellen erfüllt erscheint. Bei den jungen Männchen dagegen liegen die beiderlei Elemente durcheinander.

Erst später kommt es im Ovar zur Bildung einer Genitalhöhle, welche durch Vereinigung einzelner Spalträume entsteht und bald von einem Endothel austapeziert wird. Da die Zahl der kleinen Elemente im Ovar stark wächst, nimmt der Verfasser eine Zufuhr von Mesodermzellen durch das Mesovarium in die Genitalleiste an.

POPOFF (1909) glaubt behaupten zu können, daß alle männlichen Geschlechtselemente bei den Amphibien nur von den Urkeimzellen stammen, indem die Follikelzellen ausschließlich zu trophischen Elementen werden.

SCHMITT-MARCELL (1908) hat es unternommen, einen morphologischen Beweis für die von PFLÜGER (1882) erschlossene Tatsache der Umwandlung intermediärer Keimdrüsen von *Rana temporaria* in Hoden zu liefern. Die von ihm gewonnenen Resultate laufen darauf hinaus, daß die Genitaldrüsen der PFLÜGERschen Hermaphroditen, welche im großen und ganzen doch die Struktur eines Ovars haben,

allmählich den morphologischen Charakter einer männlichen Keimdrüse annehmen können. Es degenerieren nämlich dabei die vorhandenen Ovocyten, und die „indifferenten Keimzellen“ der Drüse gruppieren sich zu Hodenkanälchen.

Damit sind wir am Ende unserer historischen Uebersicht der Arbeiten, welche die Entwicklung der Genitaldrüsen bei den Amphibien behandeln, angelangt. Jetzt will ich die Hauptresultate dieser Arbeiten kurz zusammenfassen.

Man kann folgende gut abgegrenzte Entwicklungsperioden der Keimdrüsen unterscheiden:

1. Bildung der unpaaren Genitalanlage.
2. Zerlegung derselben in paarige Anlagen.
3. Bildung der Genitalleisten.
4. Bildung der Genitalstränge.
5. Differenzierung des Geschlechtes.
6. Entwicklung der geschlechtlich differenzierten
   a) männlichen und
   b) weiblichen Anlagen.

Nun wollen wir die Auffassungen verschiedener Autoren, die sich auf einzelne von diesen Entwicklungsperioden beziehen, vergleichend zusammenstellen. Am Schluß werden wir noch versuchen, einen Ueberblick über die verschiedenen Ansichten bezüglich der Frage nach dem Ursprung der Keimelemente bei den Amphibien zu gewinnen.

1. Bildung der unpaaren Genitalanlage. Das Stadium der unpaaren Genitalanlage, das schon NUSSBAUM (1880) gesehen zu haben scheint, wurde von BOUIN (1901), ALLEN (1907), DUSTIN (1907), KING (1908) ausführlich und übereinstimmend geschildert und sein Vorkommen ist zweifellos als eine feste Tatsache anzusehen. Anders steht es mit dem Modus der Bildung dieser unpaaren Anlage.

BOUIN, ALLEN und KING glauben, daß sie von Anfang an unpaar ist. Nach ALLEN und KING wäre das Gebilde die vom sekundären Entoderm abgetrennte dorsale Dotterleiste. DUSTIN behauptet dagegen, daß die BOUINsche „ébauche primordiale“ sich sekundär aus zwei paarigen Anlagen bildet, welche durch Umwandlung der lateralen Ränder von den beiden Seitenplatten vorher entstanden wären. Zwar wußten GÖTTE (1875) und HALL (1904) nichts von dem unpaaren Stadium in der Keimdrüsenentwicklung, scheinen aber die primären, paarigen Anlagen von DUSTIN deutlich gesehen zu haben.

So können wir konstatieren, daß in der Frage nach dem Ursprung der unpaaren Genitalanlage zwei sich gegenseitig scheinbar ausschließende Meinungen vorhanden sind.

2. Die Zerlegung der unpaaren Genitalanlage in die zwei paarigen wird im großen und ganzen von allen Autoren ähnlich beschrieben, die den Prozeß überhaupt beobachtet haben (BOUIN, 1901; DUSTIN, 1907; KING, 1908). Die median liegende Anlage wird flach, ihre Elemente weichen allmählich nach rechts und links auseinander und bilden zwei Komplexe von reihenweise angeordneten Keimzellen, die zuerst im retroperitonealen Gewebe eingebettet liegen. Dieses Stadium wurde auch von FÜRBRINGER (1878) abgebildet und dient als Ausgangspunkt für die Schilderung von SEMON (1891).

3. Die Ausstülpung der soeben erwähnten paarigen Anlagen zu den beiden Genitalleisten, die aus großen und kleinen Elementen bestehend bald eine im Querschnitt birnförmige Gestalt annehmen, wird von FÜRBRINGER (1878), SEMON (1891), BOUIN (1901), DUSTIN (1907) und KING (1908) in übereinstimmender Weise geschildert. Das Stadium, welches am Ende dieses Ausstülpungsprozesses erreicht wird, hat als Ausgangspunkt in den Arbeiten von v. WITTICH (1853), GÖTTE (1875), KOLESSNIKOW (1878), HOFFMANN (1886) und GEMMILL (1896) gedient.

Wir sehen also, daß rücksichtlich der Entwicklungsperioden 2 und 3 keine besonderen Meinungsverschiedenheiten zwischen einzelnen Forschern zu notieren sind.

4. Die Bildung der Genitalstränge bei Amphibien wird von HOFFMANN (1886), SEMON (1891), GEMMILL (1896), BOUIN (1901) und KING[1]) (1908) geschildert. Während HOFFMANN, SEMON und GEMMILL annehmen, daß die Genitalstränge als differenzierte Gebilde aus der Niere in die Genitalanlage hineinwachsen, werden sie nach BOUIN und KING erst in der Genitalanlage selbst aus einem vorher eingewanderten Mesenchym gebildet.

5. Ueber die erste Differenzierung des Geschlechtes in den Keimanlagen der Amphibien werden die verschiedensten Ansichten ausgesprochen. Nach v. WITTICH (1853), welcher in jeder Genitalanlage eine äußere Schicht und eine innere Zellmasse unterscheidet, soll bei dem Weibchen die erstere, bei dem Männchen die letztere zur Entwicklung kommen. GÖTTE (1875) erscheint als das erste Zeichen einer Geschlechtsdifferenzierung die Tatsache, daß die in den beiden Geschlechtern gebildeten Follikel beim Männchen auf einer viel niedrigeren Entwicklungsstufe stehen bleiben. Dann verschmelzen sie untereinander zu höheren Einheiten [Hodenampullen], während die weiblichen Follikel isoliert bleiben.

Die späteren Autoren verlegen die Geschlechtsdifferenzierung in sehr verschiedene Perioden der Keimdrüsenentwicklung. Nach NUSSBAUM (1880) und

1) KING spricht nicht von Genitalsträngen, beschreibt aber die Bildung des Endothels der Genitalhöhlen von *Bufo*, welches zweifellos den Genitalsträngen homolog ist.

SEMON (1891) soll diese Differenzierung erst nach der Nesterbildung stattfinden. Das viel stärkere Wachstum der weiblichen Keimzellen im Vergleich zu den männlichen wäre als erstes Zeichen der Geschlechtsbestimmung wahrzunehmen. BOUIN (1901) gibt folgende Anzeichen, die auf den frühesten Stadien das Geschlecht zu erkennen erlauben:

	♂	♀
1. Genitalstränge	stark ausgebildet	schwach ausgebildet
2. Keimepithel	schwach ausgebildet	stark ausgebildet
3. Keimzellen	viele Kerne in Knospung begriffen	rege mitotische Teilungen
4. in den Zellnestern	Elemente ohne scharfe Grenzen	Elemente scharf abgegrenzt
5. „ponte des ovules primordiaux“	sehr rege	schwach

DUSTIN (1907) sieht in der Nesterbildung das Mittel, die Weibchen auf frühen Stadien zu erkennen, da dieser Prozeß bei den künftigen Männchen unterbleibt.

In eine etwas frühere Entwicklungsperiode wird die sichtbare Geschlechtsdifferenzierung von HOFFMANN (1886) verlegt. Nach ihm läßt sich das Geschlecht am frühesten daran erkennen, daß eine Aushöhlung der Genitalstränge nur beim Weibchen stattfindet.

Noch früher soll man das Geschlecht nach GEMMILL (1896) und KING (1908) feststellen können, und es sei die Ausbildung einer primären Genitalhöhle und eines Keimepithels für die weibliche Genitalanlage charakteristisch. Die sekundären Genitalhöhlen der Genitalstränge kämen erst später als Merkmale für die Eierstockanlagen hinzu. Der junge Hoden sollte dagegen kompakt und gleichmäßig strukturiert bleiben.

Aus dieser kurzen Uebersicht können wir entnehmen, daß die Ansichten über die Zeit und Art, wann und wie eine Genitalanlage bei den Amphibien als weibliche oder männliche zu erkennen ist, sehr divergieren.

6a. Weitere Entwicklung der weiblichen Genitalanlage[1]). Als wichtiges Stadium der Eierstockdifferenzierung wird von den meisten Autoren die Zellnesterbildung angesehen. Schon BRANDT (1877) und KOLESSNIKOW (1878) haben die Keimzellnester als Derivate des Keimepithels bei den Amphibien erkannt. Seit NUSSBAUM (1880), welcher die Nesterbildung als die Folge von rasch nacheinander folgenden Teilungen einzelner Keimzellen auffaßt, wurde der Vorgang von allen späteren Untersuchern ähnlich beschrieben (HOFFMANN, 1886; KNAPPE, 1886; SEMON, 1891; GEMMILL, 1896; BOUIN, 1901; DUSTIN, 1907; KING, 1908)[2]).

1) In diesem, sowie in dem nächsten Abschnitt werde ich nur die Umbildungen des Keimgewebes berücksichtigen.

2) Von den neueren Autoren glaubt allerdings EISMOND (1898) „que la formation des nids n'était pas un anneau indispensable dans le cycle de l'ovogenèse . . . . .

Was das weitere Schicksal der Komponenten der Keimzellnester (Ovogonien und „Follikelzellen" der Nesthülle) und ihre Beziehungen zur Bildung der Eifollikel betrifft, so hat längere Zeit die größte Meinungsverschiedenheit geherrscht. Nehmen wir an, daß, wie ich glaube, die „Eifollikel" von GÖTTE (1875) eigentlich Nestern entsprechen, so kann man die jetzt vorliegenden Angaben über die Umbildung der Ovocytennester bei der Eifollikelbildung folgendermaßen klassifizieren.

A. Jedes Nest gibt nur einer (oder sehr wenigen) Eizellen den Ursprung:

a) dadurch, daß alle großen Elemente des Nestes zu einer Ovocyte verschmelzen (GÖTTE, 1875; BATAILLON, 1891; EISMOND, 1898);

b) dadurch, daß eine einzige von den großen Zellen des Nestes (oder 1—3, GEMMILL) die Oberhand gewinnt und zu einer Ovocyte wird, indem die anderen teilweise zu grunde gehen, teilweise aber die Granulosa um die bevorzugte Zelle herum bilden (HOFFMANN, 1886; GEMMILL, 1896);

c) dadurch, daß alle großen Zellen des Nestes endgültig verschwinden, außer einer einzigen, welche zum Ei wird (EISMOND, 1898).

B. Jedes Nest löst sich in ungefähr so viele Eifollikel, als es zu Anfang Ovogonien enthielt, auf:

a) die Zellen der Granulosa werden von jeder Ovogonie durch eine Art von Knospungsprozeß gebildet (NUSSBAUM, 1880[1]); KNAPPE, 1886);

b) die Granulosa wird von der follikulären Hülle des Nestes gebildet (BOUIN, 1901; DUSTIN, 1907; KING, 1908).

6b. Weitere Entwicklung der männlichen Genitalanlage. Wie wir gleich sehen werden, sind die Angaben bezüglich der Veränderungen des männlichen Keimgewebes in der Literatur äußerst spärlich und zerstreut.

Die Bildung von typischen Keimzellnestern im Amphibienhoden wird von NUSSBAUM (1880), HOFFMANN (1886), SEMON (1891), BOUIN (1901), BUGNION und POPOFF (1907) bald nach der Geschlechtsdifferenzierung beschrieben. BOUIN kümmert sich nicht um das weitere Schicksal derselben. Die anderen genannten Autoren lassen sie direkt zu Hodenampullen werden, außer NUSSBAUM, der zuerst eine fakultative Teilung der Nester annimmt.

Durch rasch aufeinander folgende Teilungen geben einzelne Spermatogonien der Ampullen Zellgruppen den Ursprung, welche von einer gemeinsamen Hülle umgeben erscheinen (Spermatocysten: V. LA VALETTE ST. GEORGE, 1876; MEVES, 1896; BUGNION und POPOFF, 1907).

7. Ursprung der Keimelemente. Die meisten Forscher haben die Herkunft der Urkeimzellen der Amphibien von kleineren somatischen Elementen

1) In einer späteren Arbeit nimmt NUSSBAUM (1906) diese letztere Behauptung zurück.

angenommen. So leiteten KOLESSNIKOW (1878), HOFFMANN (1886), SEMON (1891) die Ureier von den kleinen Zellen eines Keimepithels ab, GÖTTE (1875) von den kleinen indifferenten Zellen der primären Genitalleiste. DUSTIN (1907) leitet einen Teil der Urkeimzellen von den Elementen der Seitenplatten, einen anderen von den Zellen des Peritonealepithels ab. BOUIN (1901) läßt die Herkunft der ersten Portion der Urgeschlechtszellen dahingestellt, andere sollen nach ihm aus Mesenchym resp. Peritonealelementen entstehen. Dagegen sind NUSSBAUM (1880), ALLEN (1907) und KING (1908) geneigt, die Urkeimzellen von den ersten Blastomeren des Eies direkt abzuleiten, mit anderen Worten, das Vorhandensein einer Keimbahn anzunehmen.

Was die späteren Stadien der Keimdrüsenentwicklung betrifft, so finden wir auch hier dieselben scharfen Gegensätze. Nach WALDEYER (1870), SPENGEL (1876), O. HERTWIG (1877), IWAKAWA (1882) soll eine Neubildung von Eiern in Eierstöcken in erwachsenen Amphibien stattfinden, was von VOLAORITIS (1879) und NUSSBAUM (1880) geleugnet wird. Nicht anders steht es mit dem männlichen Geschlecht: DUVAL (1880) und STEPHAN (1902) nehmen die Bildung von Spermatogonien aus Follikelzellen in den Hodenkanälchen an, während NUSSBAUM (1906) und POPOFF (1909) behaupten, daß die beiden Sorten von Elementen sich unabhängig voneinander vermehren.

Nachdem ich versucht habe, ein getreues und vollständiges Bild unserer jetzigen Kenntnisse über die Entwicklung der Keimdrüsen bei den Amphibien zu geben, will ich zur Schilderung meiner eigenen Beobachtungen übergehen. Ich halte es aber für nötig, zuerst manche Begriffe und entsprechende Termini zu präzisieren, die ich im weiteren gebrauchen werde.

Terminologie.

Wie es schon POLL (Handb. v. O. HERTWIG, Bd. 3, Teil 1) und DUSTIN (1907) gemacht haben, werde ich die Keimzellen, die ich noch nicht als Spermatogonien resp. Ovogonien erkennen kann, Gonocyten nennen.

Dem Beispiele von FELIX und BÜHLER (1906) folgend, werden wir primäre und sekundäre Keimzellen resp. Gonocyten unterscheiden. Die Benennung der Ureier wird als Synonym der primären Gonocyten gebraucht werden.

Es kommt bei den Amphibien im Laufe der Vermehrung der Ovo- resp. Spermatogonien ein scharf definierbarer Moment vor, in welchem das Teilungstempo derselben sich beschleunigt und die Teilungsprodukte beisammen zu „Nestern“ vereinigt bleiben, um bald darauf in die Wachstumsperiode einzutreten. Wie es NUSSBAUM (1906) richtig meint, sollte man die Keimzellen vor und nach

diesem Zeitpunkte durch besondere Bezeichnungen unterscheiden können [1]). Ich werde deshalb von Ovo- resp. Spermatogonien erster Ordnung vor der ersten zur Nesterbildung führenden Teilung sprechen, von solchen zweiter Ordnung nach dieser Teilung. Nach der letzten Teilung werden die Keimzellen des Nestes vor der Wachstumsperiode Ovo- resp. Spermatocyten heißen, während dieser Periode Auxocyten.

Sobald die Genitalanlage als ein differenziertes Gebilde erscheint, sind außer den Keimzellen noch viel kleinere Elemente unter ihnen vorhanden, welche die Keimzellen bis auf ihre endgültige Differenzierung in reife Geschlechtsprodukte begleiten. Sie wurden mit verschiedenen Namen belegt, z. B. Follikelzellen (die meisten deutschen Autoren), Randzellen (v. RATH), petites cellules épithéliales (PRENANT), petites cellules germinatives (BOUIN). Keiner dieser Namen scheint mir den wirklichen Charakter der obigen kleinen Zellen für alle Fälle auszudrücken. Denn manchmal bilden sie keine Follikel und stehen nicht

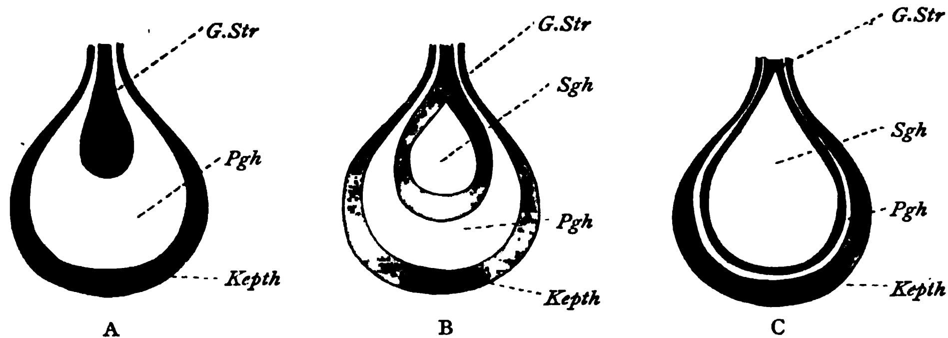


Fig. 1. *G.Str* Genitalstrang. *Kepth* Keimepithel. *Pgh* primärer Genitalraum (Genitalhöhle). *Sgh* sekundärer Genitalraum (Genitalhöhle).

am Rande einer Keimzelle, auch werden nicht alle von ihnen zu germinativen Elementen. Was den Namen „petites cellules épithéliales“ betrifft, so ist er ein rein deskriptiver und dabei zu allgemeiner Natur. Dies veranlaßt mich, einen neuen Terminus für die in Frage kommenden Zellelemente zu benutzen. Ich werde sie Begleitzellen der Keimelemente oder Paragonien heißen und glaube mit dieser Benennung das Hauptcharakteristikum derselben zu treffen.

Man spricht von Mesorchium und Mesovarium, es gibt aber meines Wissens keinen Ausdruck für das Ligamentum der noch geschlechtlich indifferenten Genitalanlage. Ich werde in diesem Falle den Ausdruck Mesogonium benützen.

1) Die von NUSSBAUM selbst vorgeschlagene Nomenklatur erscheint insofern unbequem, als sie in Widerspruch mit derjenigen steht, welche in der Cytologie üblich ist. Nach diesem Autor wären die letzten Ovogoniengenerationen (nach dem Beginn der Nesterbildung) „Ovocyten“ zu nennen.

Unten werden wir sehen, daß es immer in der Entwicklung der weiblichen Genitalanlage und manchmal auch der männlichen ein Stadium gibt, auf dem im Keimgewebe eine Höhle entsteht, in welche Zapfen von embryonalem Gewebe (sogenannte Genitalstränge) frei hängen. Diese Höhle werde ich als primären Genitalraum bezeichnen und diesen Namen auch dann anwenden, wenn die Höhle mit Gallertgewebe ausgefüllt wird, welches später zu Bindegewebe wird. Die sich nachträglich in den Genitalsträngen ausbildenden Höhlen, welche allmählich den primären Genitalraum verdrängen, werde ich sekundäre Genitalräume nennen. Zur besseren Veranschaulichung des eben Gesagten können die beigefügten Schemata dienen (Textfig. 1).

Eigene Untersuchungen.

Material, Untersuchungsmethoden, Bezeichnungen.

Als Material für die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsdrüse bei *Rana esculenta* haben mir hauptsächlich die in den Protokollauszügen (p. 203) zur Genüge charakterisierten 15 Kulturen gedient, wobei in regelmäßigen Intervallen gewisse Mengen von Kaulquappen abgetötet wurden. Es wurden dabei von den Kulturen No. 1, 2 und 7 schon die Stadien vor dem Ausschlüpfen fixiert, von den übrigen meistens nur Stadien nach demselben. Von der Kultur No. 1 wurden während der ersten Woche nach dem Ausschlüpfen täglich 5 Larven abgetötet, später nur alle 3 Tage. Von der Kultur No. 2 und 3 wurde in gleichen Abständen gleichviel während der ersten Woche fixiert, dann alle 3 Tage je 8 Larven. Da die Tiere in den Kulturen sich gewöhnlich nicht gleichmäßig entwickeln, waren die angegebenen Zeitabstände genügend, um alle nötigen Stadien lückenlos, meistens sogar mehrfach zu liefern. Von den übrigen Kulturen habe ich nicht so viel Material konserviert. Manche Kulturen (No. 3, 4, 5) waren zu klein, und es erschien wichtig, eine größere Zahl von Individuen bis zur Metamorphose für die Geschlechtsbestimmung am Leben zu erhalten. Andere (No. 8—15) gehörten Herrn Prof. HERTWIG und waren — für Geschlechtsbestimmungen gezüchtet — möglichst zu schonen. Es wurden endlich von der Kultur No. 6, welche in ihrem Charakter vollständig mit No. 1 übereinstimmte, von Zeit zu Zeit größere Mengen von Tieren als Reservematerial abgetötet.

Es wurden folgende Fixierungsflüssigkeiten angewandt: 1) BOUINsches Sublimat-Formol. Die Stadien vor dem Ausschlüpfen und die ersten Stadien nach demselben werden bei *Rana esculenta* mit dieser Flüssigkeit tadellos fixiert. Sobald es aber zur Nesterbildung im Ovar kommt, schrumpfen die Keimzellen sehr leicht. 2) CARNOYs Alkohol-Chloroform-Eisessig. Dieselben Resultate wie

mit dem vorhergehenden Mittel. 3) FLEMMINGsches, 4) HERMANNsches und 5) ZENKERsches (mit 1 Proz. Eisessig) Gemisch haben gleich gute Resultate für alle Stadien gegeben. Das letztere Mittel wurde am meisten angewandt, da es sich auch für die makroskopische Untersuchung der Genitalanlagen am besten erwiesen hat. Es wurde stets warm (40—45 ° C) angewandt. 6) Sublimat konz. + 2 Proz. Eisessig. Diese Fixierungsmethode, welche für die Geschlechtsbestimmung mit der Lupe und die histologische Untersuchung der Drüse befriedigende Resultate gibt, ist für das Studium der Auxocyten nicht anwendbar. Ich vermied deshalb ihren Gebrauch, habe aber das von Prof. HERTWIG für seine Zwecke auf diese Weise fixierte Material mit verwendet.

Die Kaulquappen bis zur Größe von etwa 12 mm wurden intakt in die Fixierungsflüssigkeit gelegt. Bei den größeren wurde zuerst die Bauchhöhle durch zwei sich an der Symphysis pubis kreuzende Schlitze geöffnet und es wurde dafür gesorgt, daß der Darm in der Fixierungsflüssigkeit herausquelle. In den HERMANNschen resp. FLEMMINGschen Flüssigkeiten wurden von größeren Larven oder von Fröschchen ausgeschnittene Stücke des Rumpfes mit den Nieren und daran hängenden Genitalanlagen fixiert.

Bevor ich mich an die Vorbereitung zum Mikrotomieren einer Genitalanlage machte, untersuchte ich sie immer in situ unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung (gewöhnlich Kompensationsokul. 4, Objekt. a_2 von ZEISS) im auffallenden Licht und zeichnete sie mit Hilfe eines Zeichenapparats. Auf diese Weise lernt man bald den Zusammenhang zwischen den Veränderungen in der äußeren Form der Anlagen und der Histogenese derselben kennen, was auch die Identifizierung der nötigen Entwicklungsstadien später in hohem Maße erleichtert.

Die 10, $7^1/_2$ oder 5 μ dicken Schnitte wurden gewöhnlich mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eisenhämatoxylin, oder nach den Osmiumsäuregemischen, mit Magenta-Pikroindigokarmin gefärbt. Für ganz junge, Dotterplättchen führende Larven, wo alle diese Färbemethoden versagen, weil auch der Dotter dabei mit der Kernfarbe tingiert wird, und Boraxkarmin, das keinen solchen Nachteil hat, an und für sich die Urkeimzellkerne zu schwach färbt, wurde das folgende Verfahren angewandt. Die Embryonen wurden in toto mit Boraxkarmin stark gefärbt und geschnitten, ohne sie vorher mit Salzsäurealkohol zu behandeln. Die vom Paraffin befreiten Schnitte kamen aus dem 90 ° Alkohol in $^1/_8$-proz. Salzsäurealkohol für 5 Minuten, dann für 1—2 Minuten in die Mischung:

1 Teil 1-proz. Lösung von Bleu de Lyon (wasserlöslich) in 80 ° Alkohol,
3 Teile 70 ° Alkohol,
4 Teile einer gesättigten wässerigen Lösung von Pikrinsäure.

Dann wurden die Schnitte in Leitungswasser abgespült und schnell durch die Alkohole in Xylol überführt. Dabei habe ich die schönsten Präparate be-

kommen. Indem der Dotter goldgelb, das Plasma bläulich tingiert wird, erscheint das Chromatin von einer gesättigten kirschroten Farbe, welche in ihrer Intensität nicht derjenigen nachsteht, welche sonst mit den roten Anilinfarben (Safranin, Magenta) erzielt wird.

Außer den von mir selbst gemachten Präparaten standen mir etwa 100 Schnittserien von verschiedenartigen Geschlechtsdrüsen PFLÜGERscher Hermaphroditen aus verschiedenen Kulturen zur Verfügung, die für Prof. HERTWIG früher angefertigt worden waren und die sich als wertvolles Vergleichsmaterial erwiesen.

Ich will hier einige Worte über die Art sagen, wie ich den allgemeinen Entwicklungszustand der in bezug auf die Genitalanlage untersuchten Tiere bezeichnete. Wie es schon frühere Beobachter (z. B. NUSSBAUM, 1880; PFLÜGER, 1882) mehrfach hervorgehoben hatten, scheint die Entwicklung der Genitalanlagen von der Entwicklung der somatischen Organe meistens ziemlich unabhängig zu sein. Es wären infolgedessen alle umständlichen Beschreibungen der äußeren Organe (Zustand der Kiemengegend, später die verschiedene Differenzierung der hinteren Extremitäten) doch unzweckmäßig gewesen. Ich habe mich deshalb begnügt, immer anzugeben: 1) das Alter in Tagen nach der Befruchtung oder den Zeitabstand von der Metamorphose[1]; 2) die Länge des Tieres zweimal gemessen: a) von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze und b) von der Schnauzenspitze bis zur Analöffnung; 3) den Abstand zwischen den Spitzen der beiden Hinterextremitäten, wenn dieselben senkrecht zur Sagittalebene ausgestreckt sind. Dabei ist z. B. die Bezeichnung:

40/18 mm [17/2 mm]

so zu verstehen: Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze 40 mm, Abstand von der Schnauzenspitze bis zur Afteröffnung 18 mm, Abstand zwischen den beiden Extremitätenspitzen 17 mm.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, geht die Entwicklung der Keimdrüse in verschiedenen Kulturen verschieden vor sich. Ich werde also im folgenden einzelne Entwicklungstypen unterscheiden, denen ich der Kürze wegen besondere Zeichen beilegen werde, nämlich:

Normaltypus, NT. Geschlechtlich differenzierte, durch normale Befruchtung entstandene Tiere. Auf Grund des Verhaltens der Genitalstränge lassen sich Untertypen aufstellen:

NT. I Kulturen No. 1 und 6.
NT. IIa Kultur No. 8.
NT. IIb Kultur No. 9.

---

1) Damit ist immer der Moment des Durchbruchs der vorderen Extremitäten gemeint.

Spätbefruchtungstypus, SpT. Geschlechtlich differenzierte, und zwar fast ausschließlich männliche, aus überreifen Eiern stammende Tiere. Kulturen No. 2, 11—15.

Intermediärer Typus, IT. Kulturen mit PFLÜGERschen Hermaphroditen, No. 3, 4, 5, 7, 10. Untertypen lassen sich je nach Art der Umwandlung der intermediären Formen in Männchen unterscheiden.

ISpT. (intermediärer Spätbefruchtungstypus) Kultur No. 5.

INTa. (intermediärer Normaltypus a) } Kultur No. 10.
INTb. (intermediärer Normaltypus b) }

Die einem Entwicklungstypus resp. Untertypus angehörigen Reihen von Stadien werde ich normale, Spätbefruchtungs- und indifferente Entwicklungsreihen nennen und für sie die Bezeichnungen NR., SpR. usw. anwenden.

Entwicklung der inneren Struktur.

Normaltypus.

Normalreihe I.

A. Indifferente Anlage.

Eine deutliche Anlage der Genitaldrüse kann man erst an $6^1/_2$—7 mm langen Larven konstatieren. Aber wie ich später zeigen werde, beteiligen sich verschiedenartige Elemente der Axialgegend des Tieres an dem Aufbau derselben. Deshalb finde ich es zweckmäßig, mit der Beschreibung der sich auf den etwas früheren Stadien in der Axialgegend abspielenden Vorgänge anzufangen, die zur Bildung dieser Elemente führen. Dabei werde ich mich zuerst nur mit der Region beschäftigen, wo später die Geschlechtsanlage entsteht.

Ich beginne mit einem 3 mm langen, 6 Tage alten Embryo. Die Seitenplatten hängen noch mit den Urwirbeln zusammen. Die WOLFFschen Gänge fehlen noch. Die Chorda ist ausgebildet, aber mit der leistenförmig sich dorsalwärts erhebenden Dottermasse des Darmes durch eine vertikal gestellte Dotterplatte verbunden. Von der Aorta und den Kardinalvenen ist noch nichts vorhanden. Es fehlt auch jede Spur vom axialen Mesenchym. Die Kerne der Dotterzellen sind meistens blaß und rund. Die Messungen einiger regelmäßigerer Dotterzellen haben folgende Resultate gegeben:

Kern in μ	14 × 14	14 × 8	12 × 10
Plasma in μ	43 × 40	44 × 36	56 × 36

Ein 4/3,5 mm langer, 8 Tage alter Embryo hat folgende Fortschritte in der Entwicklung der in Betracht kommenden Rumpfregion gemacht. Die Urwirbel haben sich von den Seitenplatten getrennt. Die Anlagen der WOLFF-

schen Gänge sind als solide Stränge zu sehen. Die Chorda steht nicht mehr mit der Dottermasse in Verbindung. An ihrer Ventralseite verläuft die Hypochorda. Zwischen derselben und der dorsalen medianen Dotterleiste hat sich die Aorta gebildet, axiales Mesenchym ist noch nicht vorhanden. Es differenziert sich aber an der medialen Oberfläche der Muskelplatten eine Schicht von Zellen, die derselben nur lose anliegen (Sklerotom). An der Peripherie der Dottermasse haben die Kerne ihr früheres Aussehen behalten, die mehr zentral liegenden fangen an, gelappt zu werden.

Larve 5/3,9 mm lang, 9 Tage alt. Die WOLFFschen Gänge sind zu hohlen Gebilden geworden. Die Hypochorda ist verschwunden. Die beiden Kardinalvenen sind als zwei Spalträume zu sehen. Axiales Mesenchym ist teilweise schon vorhanden, teilweise erst in Bildung begriffen. Seine Hauptmasse stammt zweifellos von der Medialfläche der Ursegmente. Manche Schnitte machen auch seine teilweise Herkunft von den medialen Rändern der Seitenplatten sehr wahrscheinlich. Das ist der mesodermale Teil des axialen Mesenchyms. Sein entodermaler Teil wird durch die bei Auflösung der Hypochorda entstandenen Elemente dargestellt. Die Kerne der Dottermasse haben den Chrakter des vorhergehenden Stadiums behalten.

Larve 6/4 mm lang, 10 Tage alt. Außer der Zunahme der Masse des Axialmesenchyms sind in der uns interessierenden Rumpfgegend keine weiteren wichtigen Veränderungen zu konstatieren.

Larve 7/4 mm lang, 10 Tage alt. Bei dem Tier ist die Genitalanlage deutlich zu erkennen. Dieses Individuum ist insofern von besonderem Interesse, als man bei ihm verschiedene Stadien der Ausbildung dieser Anlage Schritt für Schritt von hinten nach vorne verfolgen kann.

Wir wollen mit der Beschreibung des axialen Teiles des Querschnittes 248 (à 10 μ, von der Schnauzenspitze gerechnet) beginnen, welcher auf der Fig. 1 abgebildet ist. Wir sehen, daß die Seitenplatten, die durch ihre kleineren, stark gefärbten länglichen Kerne sich von der Dottermasse abheben, schon ganz deutlich die Anlage der Cölomhöhle in der Form eines schmalen Spaltes zeigen, welcher anfängt, das aus einer Schicht von Zellen bestehende Parietalblatt von dem mehrschichtigen Visceralblatt abzutrennen. Die beiden Seitenplatten reichen nicht bis zur Mittellinie; ihre Medialränder sind durch einen leistenförmigen Vorsprung der Dottermasse voneinander getrennt, der sich in das Axialmesenchym einkeilt. Dieser Vorsprung besteht aus großen Dotterzellen mit großen und blassen Kernen. Dieselben unterscheiden sich durch ihre abgerundete Form von den gelappten Kernen der übrigen Dottermasse. Zugleich sind sie den Kernen dieser Masse bei den Tieren von 3 mm Länge höchst ähnlich. Man hat den Eindruck, als ob es unverändert gebliebene Kerne dieses Stadiums wären, während die

übrigen Kerne desselben sich allmählich amöboid gestaltet haben — ein Ausdruck intensiver Tätigkeit bei der Dotterresorption. Die mediane Dotterleiste ist an dieser Stelle ganz scharf von dem umgebenden axialen Mesenchym abgegrenzt. Das letztere ist reichlicher als in den vorhergehenden Stadien geworden. Seine Zellen bestehen aus verhältnismäßig kleinen, stark färbbaren Kernen und einigen Dotterkörnern, die von einer dünnen, kaum sichtbaren Schicht von Plasma überzogen sind. Sie sind mit Hilfe von langen Fortsätzen miteinander zu einem lockeren Gallertgewebe verbunden.

Rücken wir 9 Schnitte weiter nach vorne, so finden wir das Bild etwas verändert (Fig. 2). Die mediane Dotterleiste erscheint etwas abgeflacht, ihre scharfe Abgrenzung von dem Axialmesenchym ist nicht mehr vorhanden. Zu gleicher Zeit wird sie durch eine Schicht von flachen Zellen von der übrigen Dottermasse abgetrennt. Diese Zellen stammen offenber von den medialen Rändern der beiden Seitenplatten. Unter dieser Abgrenzungsschicht sind noch einige Kerne zu sehen, die mit denen der abgetrennten Dotterleiste identisch sind.

Gehen wir noch etwas mehr kopfwärts, so sehen wir folgende Verhältnisse (Fig. 3). Die beiden Seitenplatten sind mit ihren Medialrändern aneinander gerückt und haben sich in der Medianlinie vereinigt, so daß der Dottersack dorsal seine definitive Abgrenzung erhalten hat. Die Seitenplatten erscheinen auf diesem Niveau unter Bildung der Cölomhöhle vollständig gespalten. Die Spaltung ist nur in einem schmalen Streifen des Mesoderms längs der Mittellinie unterblieben, entsprechend der Stelle der nachträglichen Bildung des Mesenteriums. Die Zellen der ehemaligen Dotterleiste sind etwas dorsalwärts vorgerückt, auseinandergegangen und liegen in dem Axialmesenchym eingebettet. Sie fangen an, sich in zwei Längsreihen zu ordnen, die in dem Winkel verlaufen, welcher beiderseits von dem parietalen Blatt des Cölomepithels und der unteren Wand der Vena cardinalis gebildet wird. Der Charakter der in Betracht kommenden Zellen ist derselbe geblieben. Einige von ihnen sind in mitotischer Teilung begriffen, die demselben Prozeß in den Dotterzellen des Darmes vollständig gleicht. Zwischen den beiden Zellenreihen besteht ein mit Mesenchymelementen ausgefüllter spaltförmiger Raum, der die Verbindung des Axialmesenchyms mit der medialen ungespalten gebliebenen Strecke der Mesodermplatte vermittelt.

Die Messungen einiger Zellen der dorsalen Dotterleiste haben folgende Resultate gegeben:

Kern in μ	14 × 14	14 × 8	12 × 10
Plasma in μ	43 × 40	44 × 36	56 × 36

Kaulquappe 6,5/3,8 mm lang, 12 Tage alt. Die auffallendste Veränderung in der Axialgegend dieses Tieres bezieht sich auf die Ausbildung des Mesenteriums, unter Erweiterung der bis jetzt schlitzförmig gebliebenen Leibes-

höhlen (Fig. 4). Die auf dem vorhergehenden Stadium bandförmige Mesenterialanlage ist zu einem dreikantigen Prisma geworden, dessen breite Grundfläche auf der dorsalen Darmwand ruht, und dessen gegenüberliegender stumpfer Winkel zwischen den beiden Längsreihen von abgetrennten Dotterzellen — die wir von jetzt an als primäre Gonocyten (Urkeimzellen) bezeichnen können — eingekeilt ist. Die Masse der Mesenterialanlage hat sichtbar stark zugenommen. Da in ihr kein Wucherungsprozeß wahrzunehmen ist, bekommt man den Eindruck, daß diese Zunahme durch den Anschluß von Elementen der benachbarten Abschnitte der beiden Visceralblätter bedingt ist. Die Urkeimzellen behalten ihre frühere Lage. Sie sind etwas kleiner geworden und erscheinen in der dorsoventralen Richtung ein wenig abgeplattet, sonst aber behalten sie den Charakter von Dotterzellen mit blassen rundlichen Kernen, die von den viel kleineren, kleine und stark färbbare Kerne führenden Mesenchymelementen sich leicht unterscheiden lassen. Einige Größenverhältnisse für die Urkeimzellen auf diesem Stadium:

Kern in μ	16 × 12	11 × 11	12 × 10
Plasma in μ	38 × 24	36 × 26	33 × 20

Allerdings sind schon auf diesem Stadium auch auffallend kleine Genitalzellen zu finden. So zeigt die vorderste Zelle in der rechten Genitalreihe folgende Größenverhältnisse:

Kern	12 × 10
Plasma	18 × 14

L ä n g e 7/3,6 mm, A l t e r 12 T a g e. Betrachten wir Schnitte durch die Mitte der Geschlechtsregion dieser Larve, so sind folgende Fortschritte in der Entwicklung der Axialgegend zu konstatieren (Fig. 5). Die beiden Kardinalvenen haben sich bedeutend der Sagittalebene genähert. Die Cölomhöhlen haben sich noch mehr erweitert und das Mesenterium hat die Gestalt einer sagittal orientierten, ziemlich dicken Lamelle angenommen. Die Urkeimzellen haben sich bedeutend vermehrt und auf jedem Schnitte sind jederseits nicht je eine Zelle, wie vorher, zu sehen, sondern es erscheinen 2—4, meist 3 Zellen. Dieselben sind noch kleiner geworden, die Resorption des Dotters scheint im vollen Gange zu sein. Die Kerne sind öfters gelappt, die Dotterplättchen füllen nicht, wie früher, die Zelle aus: es treten besonders in der Nähe der Kerne vielfach Plasmainseln auf. Die Größe der Urkeimzellen beträgt:

Kern in μ	12 × 9	10 × 9	9 × 8	12 × 11	10 × 9
Plasma in μ	30 × 29	30 × 22	28 × 24	24 × 22	24 × 20

Eine der Urkeimzellen ist in mitotischer Teilung begriffen.

Es ist zu bemerken, daß die Mesenchymelemente, welche den Genitalzellen anliegen, schon auf diesem Stadium die Neigung zeigen, sich zwischen die ersteren einzukeilen, was z. B. auf der Fig. 5 bei *a* zu sehen ist. Es ist auch höchst

wahrscheinlich, daß manche Peritonealzellen denselben Weg einschlagen. Damit beginnt die Bildung des zweiten Bestandteiles der Geschlechtsanlage — der Paragonien. Das Axialmesenchym hat vorläufig die Struktur eines lockeren Gallertgewebes behalten. Es lassen sich aber an ihm manche Veränderungen im Vergleich mit den vorhergehenden Stadien bemerken. Die Kerne einiger Zellen haben sich abgerundet, das Plasma ist um sie herum bedeutend angewachsen. Es sind die ersten Zeichen der bevorstehenden Umbildung des Gewebes.

Larve 8,5/4,2 mm lang, 17 Tage alt. Die mittleren Schnitte durch die Genitalgegend des Tieres bieten folgendes Bild (Fig. 6). Die Venae cardinales haben sich in der Sagittalebene getroffen und fangen an, miteinander zu verschmelzen. Das Mesenterium hat seine definitive Form einer breiten, dünnen, aus zwei Schichten stark abgeplatteter Zellen bestehenden, beinahe horizontal orientierten Lamelle bekommen. Die Zahl der Gonocyten hat noch mehr zugenommen, so daß auf jedem Querschnitte rechts und links 4—8 derselben zu sehen sind. Ihre Größe hat noch etwas abgenommen, und die Resorption des Dotters weitere Fortschritte gemacht. Jede Genitalanlage bildet jetzt eine in die Cölomhöhle vorspringende Leiste. Unter den typischen Gonocyten mit großen blassen Kernen und einem noch ziemlich reichlich mit Dotterplättchen versehenen Plasma findet man kleinere Elemente eingestreut, die zweifellos eingewanderte Mesenchym- resp. Peritonealzellen und als Paragonien aufzufassen sind. Sie haben verhältnismäßig kleine, stark färbbare Kerne, die sichtbar sich den Raumverhältnissen anpassen und die verschiedensten Formen annehmen können. Sie sind von einer sehr schwankenden Masse von Plasma umgeben, das auf diesem Stadium öfters noch Dotterplättchen führt. Es sind aber keineswegs Zellgrenzen zu konstatieren, so daß man den Eindruck bekommt, es handle sich um ein Syncytium.

Schon auf diesem Stadium findet man alle Uebergänge zwischen den Gonocyten einerseits und den Paragonien andererseits. Für die Amphibien wurde ein solcher Uebergang bald behauptet, bald geleugnet. Da die Frage, wie ich später auseinandersetzen werde, eine wichtige theoretische Bedeutung hat und zu einer Streitfrage geworden ist, habe ich mir die Aufgabe gestellt, sie mit allergrößter Sorgfalt zu prüfen.

Das beste Mittel, sich von der Anwesenheit von Uebergängen zwischen den Gonocyten und Paragonien zu überzeugen, ist das Zählen der ersteren in einer Schnittserie durch die Geschlechtsregion dieses Stadiums. Da sieht man, daß eine solche Zählung nur sehr approximativ ausfallen kann, da man immer auf Zellen stößt, die weder als Keim- noch als Begleitzellen mit Bestimmtheit zu erklären sind: es sind die Uebergangsstadien zwischen den zwei genannten Zellsorten. Als Beispiel möchte ich die Fig. 13 benützen. Da sieht man neben den großen, mit vielen Dotterplättchen versehenen und die für die Gonocyten charakteristischen

großen blassen Kerne führenden Zellen zwei kleinere, die sich nach Art sonstiger Paragonien in ihrer Form den Raumverhältnissen anpassen. Ihre Kerne behalten noch die längliche Form. Der Kern der oberen (*a*) ist noch dunkel gefärbt und zeigt die dichtere Struktur der Paragonienkerne; aber die deutliche Abgrenzung des Plasmas beweist uns, daß die Zelle in Umwandlung begriffen ist. Die untere (*b*) hat einen blasseren Kern, dessen Chromatingefüge viel lockerer geworden ist; die Plasmamenge ist bedeutend angewachsen. Ueberhaupt ist der Unterschied zwischen dieser Zelle und ihrer Nachbarin (*c*), die die kleinste der auf dem Schnitt vorhandenen unzweifelhaften Gonocyten ist, höchst gering [1]). Die drei genannten Zellen zeigen uns ganz unzweideutig den Uebergang von einer Paragonie zu einer regelrechten Gonocyte. Dieser Uebergang, wie ich es betonen muß, ist nicht nur in der Größe, sondern auch in dem ganzen Habitus der Zelle ausgedrückt.

Dieselben Verhältnisse sind mehr oder weniger klar beinahe auf jedem Schnitte der Serie zu sehen. Ich habe bei deren Durchmusterung immer die ganz richtige Bemerkung von ALLEN (1907) berücksichtigt, daß eine gewöhnliche große Keimzelle, wenn sie auf einem Schnitte nur teilweise getroffen ist, ein Uebergangsstadium zu einer kleinen somatischen Zelle vortäuschen kann. Erstens aber ist diese Fehlerquelle durch einen sorgfältigen Vergleich benachbarter Schnitte zu beseitigen; zweitens veranlaßt, wie ich oben gesagt habe, das ganze Aussehen der betreffenden Zellen, sie als Uebergangsformen zu betrachten.

Ich kann also ganz bestimmt das Vorhandensein von genetischen Beziehungen zwischen den Gonocyten und den Paragonien von diesem Stadium an behaupten. Da aber diese Beziehungen nur aus der Betrachtung der ununterbrochenen Reihen von Uebergangsstadien zu erschließen sind, bleibt noch die Frage zu entscheiden, in welcher Richtung diese Reihen zu lesen sind. Es wurde nämlich einerseits angenommen, daß die kleinen somatischen Elemente zu Keimzellen werden (BOUIN, 1901; HOFFMANN, 1886), andererseits, daß der entgegengesetzte Umwandlungsprozeß stattfinden kann (z. B. V. LA VALETTE ST. GEORGE, 1876; GEMMILL, 1896; HALL, 1904).

Zwei Gründe machen für mich zweifellos, daß die Sache im ersteren Sinne zu verstehen ist. 1) Die Statistik der Gonocyten für die geschlechtlich indifferenten Stadien, die ich auf der Tabelle I (p. 206) anführe, zeigt, daß die Zahl derselben im allgemeinen zunimmt, was kaum möglich wäre, wenn die Umwandlung dieser Zellen in die Paragonien so intensiv, wie es aus der Fülle der Uebergangsstadien zu entnehmen ist, vor sich ginge. Zwar vermehren sich die Gonocyten durch mitotische Teilung, die Mitosen sind aber so selten, daß die Zunahme der Ele-

1) Sie ist in der Tat die kleinste, da die Durchmusterung der beiden Nachbarschnitte zeigt, daß auf unserem Schnitte ihr Durchmesser der größte ist.

mente auf diesem Wege kaum imstande sein würde, die großen Verluste durch die Umwandlung in Paragonien zu ersetzen. 2) Auf späteren Stadien der Entwicklung der Keimdrüse ist, wie ich zeigen werde, die Bildung der Keimzellen aus kleineren Elementen ganz unzweideutig zu beweisen; ein entgegengesetzter Prozeß ist dagegen nie zu beobachten.

Damit sind bei *Rana esculenta* außer den primären Gonocyten (Urkeimzellen), welche direkt von dem Entoderm stammen, die sekundären Gonocyten vorhanden, die Abkömmlinge der Paragonien sind. Wenn ich mich aber hiermit auf den Standpunkt von HOFFMANN (1886), BOUIN (1901) und DUSTIN (1907) gegen NUSSBAUM (1880), ALLEN (1907) und KING (1908) stelle, so muß ich auf einige Unterschiede in meinen Beobachtungen im Vergleich mit denen von BOUIN hinweisen.

In erster Linie verlegt BOUIN die Umwandlung von somatischen Elementen in germinative in ein viel früheres Stadium (unpaare „ébauche primordiale"). Abgesehen davon, daß die Entwicklung der Genitalanlage bei *Rana temporaria* nach BOUIN auch sonst etwas anders als bei *Rana esculenta* vor sich geht, muß ich konstatieren, daß ich so früh wie der genannte Forscher nie eine solche Umwandlung wahrnehmen konnte. Auch auf etwas späteren Stadien vor der Bildung der paarigen Genitalleisten habe ich nach Uebergangsformen zwischen Paragonien und Gonocyten vergeblich gesucht. Da ich zu statistischen Zwecken Schnitt für Schnitt, Zelle für Zelle die Genitalregion von vielen Exemplaren auf das genaueste untersucht habe, bin ich imstande, die Neubildung von Keimzellen auf den betreffenden Stadien für *Rana esculenta* zu verneinen. Auch DUSTIN verlegt den Anfang der Bildung der sekundären Gonocyten in ein viel späteres Stadium als BOUIN.

Auf der jetzt in Betracht kommenden Entwicklungsstufe ist die Genitalanlage von einem deutlichen Peritoneum überzogen. Stellenweise ist es nicht leicht zu sehen, da seine Kerne ziemlich weit voneinander liegen und auf manchen Schnitten fehlen. Ich habe mir die Frage gestellt, ob die Peritonealelemente bei der Neubildung von Geschlechtszellen eine Rolle spielen, wie es noch vor kurzem allgemein angenommen wurde. Manche Bilder, wie z. B. das auf der Fig. 14 dargestellte, sprechen mit ziemlicher Sicherheit dafür. Man sieht nämlich rechts eine größere, runde Dotterplättchen führende Zelle (*a*), die zweifellos eine in Bildung begriffene Keimzelle ist und sich dabei direkt der Reihe der Peritonealzellen anzuschließen scheint. Es ist zwar nicht ausgeschlossen, daß wir es in einigen solchen Fällen mit ganz an der Peripherie der Anlage sich befindenden Paragonien zu tun haben, die den Peritonealüberzug vorgewölbt und dabei ausgedehnt haben, indem sie sich abgegrenzt und abgerundet haben und gewachsen sind. Da die dünne Schicht dieses Ueberzugs auf Schnitten übersehen werden kann, könnte man den Ein-

druck bekommen, es handle sich um einen integrierenden Teil des Peritoneums. Spätere Stadien zeigen uns aber so viele unzweideutige Fälle, wo Peritonelelemente sich zu Keimzellen umbilden, daß eine zu große Skepsis bei der gleichen Deutung ähnlicher Bilder auf den früheren Entwicklungsstufen kaum berechtigt ist.

Ich nehme somit an, daß Paragonien und Peritonealzellen an der Bildung von sekundären Gonocyten teilnehmen. Ich mache aber darauf aufmerksam, daß der direkte Anteil der Peritonealelemente bei diesem Prozesse unbedeutend ist (oben habe ich erwähnt, daß eine Wanderung von diesen Elementen in das Innere der Genitalanlage zur Bildung von Paragonien auf einem früheren Stadium höchst wahrscheinlich erscheint). Von einem totalen Verbrauche des Peritoneums auf der ganzen freien Oberfläche der Genitalanlage — was von BOUIN (1901) behauptet wird — kann keine Rede sein. Auf allen weiteren Stadien der indifferenten, sowie später der männlichen und weiblichen Keimanlage ist ein so deutlicher Peritonealüberzug ausnahmslos zu sehen, daß mir die Behauptung des genannten Verfassers vollständig unbegreiflich bleibt. Es handelt sich auch nicht um Artunterschiede, da GAUPP (1904) zu entnehmen ist, daß auch bei *Rana temporaria* (Untersuchungsobjekt von BOUIN) die Genitaldrüse auf der ganzen Oberfläche mit Peritoneum überzogen ist.

Das verhältnismäßig späte Auftreten des Prozesses der Umbildung der somatischen Elemente in germinative bei *Rana esculenta* erklärt, warum die Mesenchymzellen, die nach der Darstellung von BOUIN bei *Rana temporaria* eine in dieser Beziehung so wichtige Rolle spielen, bei diesem Vorgang in unserem Fall nicht mehr in Betracht kommen. Ein Blick auf die Fig. 6 zeigt uns, daß das Mesenchymgewebe der früheren Stadien als solches nicht mehr existiert. Der Umbildungsprozeß, der auf den vorhergehenden Stadien begonnen hatte, ist jetzt vollzogen. Die Zellelemente des an der Stelle des ehemaligen Mesenchyms vorhandenen Gewebes bestehen aus einem rundlichen, tief färbbaren Kern und einer beträchtlichen Masse von Plasma, das jetzt keine Spuren von Dotter aufweist. Diese Elemente sind dicht, lückenlos zusammengefügt, aber durch scharfe Zellgrenzen voneinander getrennt. Hiermit ist das sogenannte nephrogene Gewebe der Autoren gebildet, welches, wie ich später zeigen werde, auch in der Ausbildung der Genitaldrüsen eine wichtige Rolle spielt. Auf dem Stadium der Fig. 6 sind die beiden Geschlechtsanlagen durch eine Ansammlung von diesem nephrogenen Gewebe an der Mesenteriumwurzel voneinander getrennt.

Oben habe ich schon die Veränderungen beschrieben, die bei der Umwandlung von somatischen Elementen in Gonocyten vor sich gehen. Ich muß jetzt einen Punkt berühren, in dem ich BOUIN nicht zustimmen kann. Dieser Verfasser behauptet nämlich, daß bei dem genannten Vorgang eine Aufspeicherung von Dotterplättchen in den betreffenden Elementen stattfindet. Diesen Schluß hat er

daraus gezogen, daß die sogenannten Uebergangsformen meistens mehr oder weniger viele Dotterplättchen führen. Für mich findet die Tatsache eine andere Erklärung. Auf früheren Stadien sind alle somatischen Zellen mit Dotterplättchen überfüllt. Diese werden allmählich resorbiert, bestehen aber besonders lange in den Paragonien resp. Peritonealzellen der Keimanlage. Dann ist es ganz natürlich, sie in den „Uebergangszellen" wieder zu finden, und man braucht nicht ihre Neubildung daselbst anzunehmen. Die verschiedene Menge von Dotterplättchen ist nach meiner Meinung dadurch zu erklären, daß die Umwandlung eines somatischen Elementes in eine Gonocyte auf verschiedenen Stufen der Dotterresorption beginnen kann. Ich kann mir kaum vorstellen, daß eine neue Ablagerung von Dottermassen in Zellen stattfindet, die bald nachher dotterfrei werden. Der Sinn dieses Vorgangs wäre ganz unerklärlich. Ich habe vielmehr den Eindruck bekommen, daß die somatischen Zellen bei ihrer Umwandlung in germinative nicht den Zustand erreichen, in dem die letzteren sich augenblicklich befinden, sondern einen solchen, den die Gonocyten erst später als dotterfreie Elemente erlangen.

Größenverhältnisse der Keimzellen auf diesem Stadium:

Kern in μ	13 × 10	15 × 12	11 × 11	10 × 10	14 × 10	12 × 10	8 × 11
Plasma in μ	30 × 18	32 × 32	28 × 24	24 × 24	20 × 18	20 × 18	16 × 14

Kaulquappe 9,5/4,4 mm lang, 19 Tage alt. Die Fig. 11 illustriert die auf diesem Stadium in der Mitte der Genitalgegend herrschenden Zustände. Die Genitalanlage hat im Querschnitt die Form eines gestielten Gebildes angenommen. Die Keimzellen bilden eine Schicht an der Peripherie des Organs, dicht unter dem gut sichtbaren Epithelüberzug des Peritoneums. Im allgemeinen sind sie noch kleiner geworden und die Dotterplättchen sind nur in einigen von ihnen in geringer Zahl zu sehen. Die Paragonien sind tiefer und gewöhnlich in der Nähe des Hilus gelegen. Sie schließen sich unmittelbar an das nephrogene Gewebe, das auf diesem Stadium eine ziemlich mächtige Schicht zwischen den beiden Endothellamellen der Vena cava posterior bildet und auch an der Mesenteriumwurzel angesammelt ist. Ich will hier hervorheben, daß die Verbindung zwischen dem nephrogenen Gewebe und der zentralen Anhäufung von kleinen Elementen der Geschlechtsanlage schon auf diesem frühen Stadium besteht. Man bekommt fast den Eindruck, daß an der Bildung des Stiels (oder, richtiger, des Bandes) für die vorher wulstförmige Genitalanlage das nephrogene Gewebe teilnimmt und die Zentralmasse der kleinen Zellen liefert [1]).

Das soeben besprochene Stadium entspricht vollkommen dem von Bouin auf der Fig. 1, Taf. 10 dargestellten, wie der Vergleich derselben mit meiner

1) Ich muß aber hinzufügen, daß die auf der Fig. 11 dargestellte regelmäßige Anordnung der Keimzellen und kleinen somatischen Elemente nicht auf allen Schnitten der Serie hervortritt.

Fig. 11 zur Genüge zeigt. Schon jetzt ist auf manchen Schnitten die Andeutung einer Zentralhöhle zu sehen, die allerdings immer diskontinuierlich erscheint.

Größenverhältnisse der Gonocyten dieses Stadiums:

	mit Dotter		ohne Dotter				
Kern in μ	13 × 11	10 × 11	15 × 14	14 × 12	12 × 8	13 × 9	11 × 9
Plasma in μ	20 × 14	18 × 14	18 × 16	16 × 16	16 × 14	16 × 14	13 × 10

Larve 11/5,3 mm lang, 32 Tage alt. Die Drüsenanlage hat sich merklich vergrößert, die Zahl der Gonocyten hat bedeutend zugenommen, diese sind aber dafür noch kleiner geworden. Dotterplättchen sind in diesen Zellen nur ganz ausnahmsweise noch vorhanden (Fig. 15).

Auf diesem Stadium begegnen wir zum ersten Mal in der Geschlechtsanlage einem Gebilde, das eine wichtige Rolle in deren Weiterentwicklung spielen wird: es sind die sogenannten „Genitalstränge“. So sehen wir auf der Fig. 15 einen Querschnitt der Anlage abgebildet. Die Gonocyten sind auf der Peripherie verteilt, die Mitte der Keimanlage ist von einer von dem Hilus in dieselbe hineinragenden Masse von kleinen Zellen ausgefüllt, die mit dem nephrogenen Gewebe in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Dieser Zusammenhang wird durch eine Reihe (auf dem Querschnitt) von kleinen Zellen vermittelt, die zwischen den beiden endothelialen Blättern der Vena cava posterior eingeklemmt sind. Die Kerne dieses Zellkomplexes — den wir Genitalstrang nennen können — sind zur längeren Achse des Gebildes senkrecht orientiert. Es ist kein Zweifel, daß der Genitalstrang ein Teil des nephrogenen Gewebes ist, das zwischen den beiden Blättern der Vena cava in die Genitalanlage einwanderte. Nur auf diese Weise erklären sich die Beziehungen des Genitalstranges zum Hilus der Anlage, sein Zusammenhang mit dem nephrogenen Gewebe, die Orientierung seiner Kerne, die auf einen Druck in der Richtung der Längsachse des Gebildes schließen läßt. Wenn man die ganze Schnittserie der Genitalregion dieser Larve durchmustert, sieht man, daß die linke Anlage wie die rechte, jede drei Genitalstränge besitzt. Zwischen den Genitalsträngen sind in den Drüsenanlagen die Gonocyten und die Paragonien auf dem ganzen Querschnitte gleichmäßig verteilt.

Auf diesem Stadium ist ein Vorgang zu konstatieren, der schon von BOUIN (1901) für *Rana temporaria* unter dem Namen „ponte des ovules primordiaux“ beschrieben wurde. Auf manchen Schnitten (Fig. 21) sieht man an der Peripherie der Anlage sozusagen defekte Stellen. Es sind Einkerbungen der Kontur wahrzunehmen, wo man eventuell noch Reste von degenerierten Zellen findet. Einzelne Gonocyten ragen, nur auf einem Pole mit der Keimdrüsenmasse zusammenhängend, in die Leibeshöhle hinein. Es ist kaum zu zweifeln, daß wenigstens ein Teil der auf den früheren Stadien entstandenen Gonocyten in die Leibeshöhle abgestoßen wird.

Bei unserem 11 mm langen Tier ist noch eine wichtige Veränderung im Vergleich zu dem vorhergehenden Stadium zu notieren. Ich meine das Auftreten der beiden sterilen Abschnitte der Geschlechtsdrüse, des pro- und epigonalen, die bei der $9^1/_2$ mm langen Kaulquappe noch fehlten. Es zeigen nämlich die ersten 17 Querschnitte (à 10 μ) durch die linke Anlage und 4 durch die rechte, sowie die letzten 4 durch die beiden, leistenförmige Fortsetzungen derselben nach vorne resp. hinten, die keine Gonocyten führen. Was die progonalen Abschnitte betrifft, so erscheinen sie in ihrem vorderen Teil als eine schmale Falte des Peritoneums, dessen Zellen dichtgedrängt sind und rundliche Kerne haben (Fig. 37). Kaudalwärts wächst die Breite der Falte ganz allmählich, nimmt aber in der Nähe der Gonade selbst plötzlich beträchtlich zu (Fig. 36). Es erscheint dabei zwischen den beiden Peritoneallamellen eine Masse von kleinen embryonalen Zellen, die mit dem nephrogenen Gewebe in Zusammenhang steht und die als progonaler Genitalstrang aufzufassen ist. Die epigonalen Abschnitte treten als unbedeutende Anschwellungen des Peritonealüberzugs auf, der an dieser Stelle den Charakter eines kubischen Epithels annimmt (Fig. 39).

Wir können daraus entnehmen, daß die „sterilen" Abschnitte der Keimdrüse von *Rana esculenta* nachträglich durch lokale Differenzierung des Peritoneums gebildet werden. An der Bildung des progonalen Abschnittes nimmt dabei sehr früh wenigstens ein Genitalstrang teil.

Größenverhältnisse der Keimelemente dieses Stadiums:

Kern in μ	13 × 12	14 × 11	12 × 11	13 × 10	10 × 10
Plasma in μ	18 × 16	18 × 16	16 × 14	16 × 14	14 × 12

In vereinzelten Gonocyten sind noch Dotterplättchen zu treffen.

Zwei Kaulquappen, 12/5,5 mm lang, 27 resp. 31 Tage alt. Die Querschnittserie zeigt uns, daß noch immer Eier in die Leibeshöhle ausgestoßen werden. Stellenweise haben die Keimanlagen eine ganz unregelmäßige Kontur, auf der Oberfläche defekte Regionen und in das Cölom bruchartig hineinragende Gonocyten. Kurz, wir finden bei den beiden Tieren alle Erscheinungen wieder, die wir bei dem 11 mm langen Tiere kennen gelernt haben.

Schon bei 12 mm langen Larven ist die Einkerbung ganz deutlich zu sehen, die den progonalen Abschnitt der Geschlechtsanlage von dem gonalen abtrennt, so daß von jetzt an die hintere Grenze des künftigen Fettkörpers gegeben ist. Es ist nun eine bemerkenswerte Beobachtung, daß auf der linken Seite des 27 Tage alten Tieres auf dem 12. Schnitte durch die Fettkörperanlage (die im ganzen auf 23 Schnitten getroffen ist) eine typische Gonocyte zu finden ist (Fig. 27). Später werden wir sehen, daß dieser Fall kein vereinzelter ist. Ich mache schon jetzt auf diese Tatsache ganz besonders aufmerksam, da das Vorkommen von Gonocyten in den Fettkörperanlagen bei *Rana temporaria* von Bouin (1901)

geleugnet wurde, und da es theoretisch für die Beurteilung der morphologischen Bedeutung des Fettkörpers nicht ohne Wert erscheint.

Einige Größenverhältnisse der Keimzellen für dieses Stadium:

Kern in μ	12×10	13×12	12×11	10×9
Plasma in μ	18×13	17×16	14×14	13×11

Im folgenden werde ich zuerst nur den gonalen Abschnitt der Keimanlage in Betracht ziehen, um später die Entwicklung der sterilen Teile derselben kurz zu behandeln.

Mit der Beschreibung dieses Stadiums schließe ich die erste Periode der Entwicklungsgeschichte der Genitaldrüse ab. Bis zu diesem Moment gibt es keine Mittel, auch nur andeutungsweise das Geschlecht der Tiere zu bestimmen. Erst bei $12^1/_2$—13 mm langen Kaulquappen sind die ersten Zeichen einer sexuellen Differenzierung wahrzunehmen.

Bis jetzt habe ich mich ausschließlich mit dem Teile des Axialanlagenkomplexes beschäftigt, der in der künftigen Keimregion liegt. Ich finde es aber zweckmäßig, auf eine Bildung aufmerksam zu machen, die ihrem Entstehungsmodus und topographischen Beziehungen nach der primären Geschlechtsanlage höchst ähnlich ist und leicht mit ihr verwechselt werden könnte.

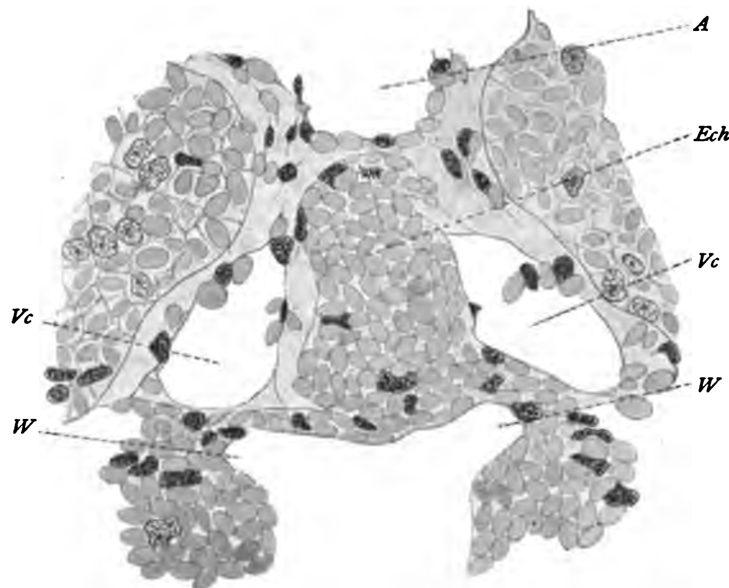


Fig. 2. *A* Aorta. *Ech* Entochorda. *Vc* Vena cardinalis. *W* Einmündung des WOLFFschen Ganges in die Kloake.

Betrachten wir bei einem $5^1/_2$ mm langen, 9 Tage alten Embryo einen Querschnitt durch die Stelle, wo die beiden WOLFFschen Gänge in die Kloake einmünden, so sehen wir in der Axialregion eine hohe Dotterleiste von der dorsalen Wand des Dottersackes sich erheben und bis zur Aorta reichen (Textfig. 2). Das Gebilde läßt sich etwa 9 Schnitte (à 10 μ) nach vorne verfolgen, wobei es allmählich niedriger wird und in die mediane Dotterleiste der künftigen Geschlechtsregion übergeht. Kaudal-

wärts ist das Gebilde auf 8 Schnitten fast in derselben Form zu sehen, dann wird es vom Dottersack getrennt und löst sich in axiales Mesenchym auf.

Ein Vergleich mit den vorhergehenden Stadien (5, 4 und 3 mm lange Tiere) zeigt, daß es sich in diesem medianen Dottergebilde um Reste der schon oben erwähnten Dotterplatte handelt, die den Zusammenhang der Chorda mit dem Dottersack vermittelte.

Das weitere Schicksal des Gebildes läßt sich bei 6 mm langen, 10 Tage alten Larven ermitteln. Bei der einen sehen wir (Textfig. 3) auf einem entsprechenden Schnitte die in Betracht kommende Leiste von dem Dottersack vollständig abgetrennt und als Strang im Axialmesenchym liegend. Bei der anderen

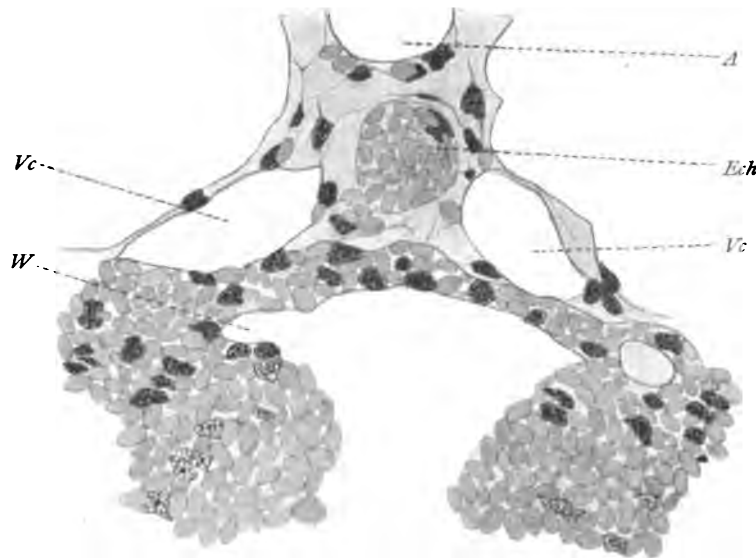


Fig. 3. Bezeichnungen wie für die Textfig. 2.

(Textfig. 4) ist dieser Strang verschwunden, und an dessen Stelle ist nur Axialmesenchym zu finden.

Es ist kaum zu bezweifeln, daß das soeben betrachtete Gebilde in die Kategorie der von USSOFF (1906) bei Anamniern sowie bei Amnioten beschriebenen Embryonalorgane einzureihen ist, welche dieser Verfasser als „Entochorda" bezeichnet und die nur ganz kurz bestehen bleiben.

Obgleich, wie gesagt, die Art der Entstehung des Gebildes an die oben eingehend beschriebene Bildung der unpaaren Keimanlage erinnert und bei flüchtiger Betrachtung mit derselben in Zusammenhang gebracht werden könnte, hat es in Wirklichkeit nichts damit zu tun. Erstens bleibt die Entochorda am längsten im Bereiche der Mündung der WOLFFschen Gänge in die Kloake bestehen, während die Genitalanlage viel weiter kopfwärts entsteht. Zweitens ist

die Entochorda bei einigen 6 mm langen Kaulquappen spurlos verschwunden, während die Keimanlage noch gar nicht vorhanden ist, so daß von einer Kontinuität zwischen den beiden keine Rede sein kann.

Nachdem ich mit der Schilderung der ersten Schritte der Bildung der Geschlechtsanlage bei *Rana esculenta* zu Ende bin, möchte ich einige Zahlen anführen, welche die Ausdehnung derselben und ihren Reichtum an Gonocyten sowie ihre topographischen Verhältnisse auf den bisher besprochenen Stadien besser präzisieren können. Dazu dienen die Tabellen I, II und III, die ich näher besprechen werde (s. pp. 206, 208, Anhang 2).

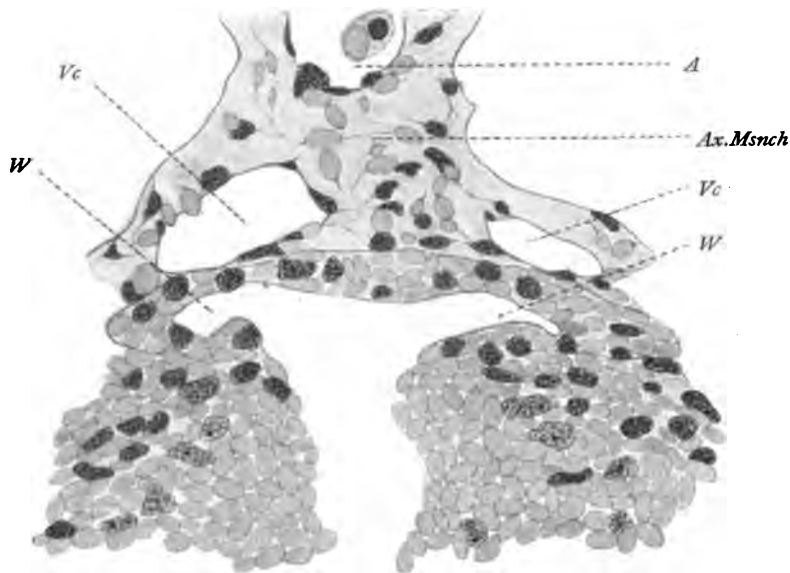


Fig. 4. *Ax.Msnch* Axialmesenchym; sonst wie Textfig. 2.

Tabelle I. Aus der Betrachtung von deren Spalte 7, welche die kopfkaudale Ausdehnung der Keimregion durch die Zahl der Querschnitte à 10 μ darstellt, sieht man, welchen Schwankungen diese Ausdehnung unterworfen ist. Zwar nimmt sie im allgemeinen zu; aber bei Larven mit einem beträchtlichen Alters- und Größenunterschied kann die betreffende Region fast denselben Raum einnehmen (vgl. 7 c mit 7 k). Nicht anders steht es auch mit der relativen, in Prozenten der Rumpflänge ausgedrückten Ausdehnung der Keimanlage, wie uns die Durchmusterung der Spalte 10 belehrt.

Vergleichen wir die entsprechenden Zahlen der Spalten 12 und 13, die die Ausdehnung für die linke und rechte Keimanlage getrennt zeigen, so sehen wir, daß die beiden in der Regel ungleich groß sind, und zwar die linke meistens größer als die rechte erscheint.

Was die Zahl der Gonocyten betrifft, so zeigen die Spalten 11 sowie 14 und 15, daß die Zahl dieser Elemente unter beträchtlichen individuellen Schwankungen im allgemeinen doch zunimmt. Wie ich oben auseinandergesetzt habe, erfolgt diese Zunahme auf den frühesten Stadien durch mitotische Teilungen der Gonocyten. Später, schon bei $8^1/_2$ mm langen Larven, kommt die Neubildung derselben aus somatischen Elementen hinzu.

Der Vergleich der Spalten 14 und 15 zeigt, daß die Zahl der Keimzellen auf den beiden Seiten nicht selten sehr verschieden ist.

Statistische Zählungen von Gonocyten wurden auf ganz frühen Stadien von EIGENMANN (1896) und BÖHI (1904) bei Knochenfischen, von BEARD (1902) hauptsächlich bei Salachiern, von ALLEN (1907 a) bei Reptilien ausgeführt. Während EIGENMANN, BÖHI und ALLEN eine bedeutende individuelle Variabilität der Gonocytenzahl konstatieren, wird von BEARD eine für jede Art und Geschlecht konstante Zahl angenommen, und zwar immer der Formel $2^n—1$ (für die beiden Anlagen) entsprechend. Aus meiner Tabelle I geht klar hervor, daß ich mich keineswegs auf die Seite dieses letzteren Autors stellen kann. Interessant ist, daß BEARD versucht hat, die Zahl $2^n—1$ auch für *Rana esculenta* zu bestimmen und sie als 7 annimmt. Nie habe ich bei Larven, wo die Urkeimzellen von den Dotterzellen überhaupt zu unterscheiden waren, eine so niedrige Zahl finden können.

EIGENMANN, BEARD und ALLEN stimmen darin überein, daß die Urkeimzellen sich eine Zeitlang nicht vermehren. BÖHI findet bei Salmo vom 35. Tage an bis zum 55. Tage ein langsames Anschwellen, dann aber ein Abschwellen und in den folgenden Tagen ein höchst unregelmäßiges Auftreten der Genitalzellen bis zum 185. Tage, wo eine rapide Vermehrung derselben Platz greift.

Wie ich schon oben erwähnt habe, ist BOUIN (1901) zum Schluß gekommen, daß schon auf den frühesten Stadien eine Zunahme der Zahl der Keimzellen durch Umbildung von somatischen Elementen zustande kommt. Er leugnet aber eine Vermehrung der Urgeschlechtszellen durch Teilung auf den Stadien, wo sie noch Dotterplättchen führen. Er gibt sogar eine theoretische Erklärung dafür: „elles ne peuvent pas mitoser parce qu'elles sont occupées, pour ainsi dire, par un travail intense de transformations chimiques". Die Spalte 11 meiner Tabelle I zeigt deutlich, daß die Zahl der Urkeimzellen von dem Stadium der $6^1/_2$ mm langen Larven bis zum Stadium der 8 mm langen im allgemeinen zunimmt, obgleich individuelle Schwankungen vorkommen. Da in diesem Zeitraume keine Neubildung von sekundären Gonocyten stattfindet, ist die Vermehrung der primären Keimzellen anzunehmen. Noch klarer als die statistischen Ergebnisse sprechen dafür meine direkten Beobachtungen. Wie aus meiner Darstellung zu sehen ist, konnte ich schon auf den frühesten Stadien mitotische Teilungen der Urkeim-

zellen konstatieren. In diesem Punkte stimmen meine Beobachtungen mit denen von DUSTIN (1907) überein.

Ein Vergleich der Zahl der Gonocyten bei l einerseits (Spalte 11) und bei m resp. n andererseits zeigt eine ganz deutliche Abnahme der Menge derselben beim Uebergang von 11 mm zu 12 mm langen Kaulquappen, was nur einen arithmetischen Ausdruck des Prozesses der Eiabstoßung darstellt. BOUIN (1901) hat bei *Rana temporaria* eine noch bedeutendere Abnahme der Zahl der Keimzellen (von 200—250 bei 26 mm langen Tieren bis 37—46 bei 33 mm langen Tieren) während der entsprechenden, allerdings bei seiner Art später eintretenden Entwicklungsperiode der Keimdrüse konstatieren können.

Die Tabelle II hat den Zweck, die topographischen Beziehungen der Keimanlage zu der Stelle zu veranschaulichen, wo die beiden WOLFFschen Kanäle in die Kloake münden, und wo die Entochorda am längsten (noch bei manchen 6 mm langen Kaulquappen) bestehen bleibt. Der Vergleich der Spalten 5 und 7 zeigt, daß die minimale Entfernung des Hinterrandes der Geschlechtsanlage von der Mündungsstelle der WOLFFschen Gänge 40 Schnitte beträgt (bei k). Ich habe oben gesagt, daß die Reste der Entochorda bei den 6 mm langen Tieren, d. h. dicht vor dem Auftreten der Keimanlage, sich nur 9 Schnitte weit kopfwärts von dieser Mündungsstelle verfolgen läßt. Damit ist ein unmittelbarer Zusammenhang der beiden Gebilde völlig ausgeschlossen.

Die Tabelle III soll dazu dienen, die räumlichen Beziehungen zwischen der primären Keimanlage und dem ersten Paar der Nierenkanälchenanlagen zu zeigen. Die letzteren erscheinen im nephrogenen Gewebe erst bei 8 mm großen Larven und finden sich zuerst einige Schnitte hinter dem Kaudalende der Geschlechtsanlage (s. bei a—d). Dann kommen sie in den hintersten Teil der Genitalregion zu liegen (s. bei e, f, Spalten 5 und 7).

B. Differenzierung des Geschlechtes.

Betrachten wir eine Anzahl von Schnittserien durch die Genitalregion $12^1/_2$ bis 13 mm langer Kaulquappen, so sehen wir, daß im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien zwei Typen von Geschlechtsanlagen zu unterscheiden sind. Wir wollen die beiden nacheinander genauer betrachten.

1. L a r v e, $12^1/_2$ m m l a n g, 35 T a g e a l t, ohne sichtbare Hinterbeinanlagen. Die Durchmusterung der Schnittserie zeigt keine erheblichen Unterschiede von den Verhältnissen, die von mir bei dem oben besprochenen 11 mm langen Individuum beschrieben wurden (Fig. 17). Die Drüse ist größer geworden, bleibt aber kompakt. Es sind je 2 Genitalstränge auf jeder Seite zu finden. Es ist zu notieren, daß die Grenze zwischen den Genitalsträngen und der übrigen Masse der Anlage (aus Gonocyten und Paragonien bestehend) vielfach auffallend

verwischt erscheint. Ein genaueres Studium der Präparate, besonders derjenigen Querschnitte durch die Drüse, die die Peripherie des Genitalstranges getroffen haben, zeigt uns deutlich, daß eine rege Umwandlung der Genitalstrangzellen in Gonocyten vor sich geht. Die Fig. 22, welche einen Schnitt durch die Hilusregion der Drüse an der Eintrittsstelle eines Genitalstranges darstellt, ist geeignet, diesen Vorgang zu illustrieren. Auf der rechten Seite der Abbildung sehen wir eine Gruppe von Zellen, in welcher wir alle Stadien des Umwandlungsprozesses der Genitalstrangelemente in Keimzellen verfolgen können. Da sehen wir noch in die Länge gezogene, aber sich schon blaß färbende Kerne (*a*), welche die Struktur der Gonocyten annehmen. Außerdem finden wir aber auch Zellen mit abgerundeten Kernen (*b*), deren Plasma noch nicht abgegrenzt ist, die aber sich sonst in nichts von den regelrechten Gonocyten unterscheiden.

Bei der Beschreibung der Genitalanlagen der 11 mm langen Larve habe ich schon den Ursprung der Genitalstränge aus dem nephrogenen Gewebe hervorgehoben. Der Zusammenhang der ersteren mit diesem Gewebe ist auch auf diesem Stadium äußerst klar zu sehen, da stellenweise eine breite Verbindungsstraße von dem Genitalstrang zum nephrogenen Gewebe zwischen den beiden weit auseinandergerückten Lamellen der Hohlvenenwand führt.

So sehen wir, daß von einem gewissen Momente an in einer Reihe von Fällen eine neue wichtige Quelle für die weitere Entstehung der Gonocyten auftritt. Gleich werden wir uns überzeugen können, daß es nicht bei allen Larven der Fall ist.

Einige Messungen der Gonocyten dieses Stadiums haben gegeben:

Kern in μ	10 × 9	10 × 9	9 × 9	9 × 8
Plasma in μ	14 × 12	12 × 11	10 × 10	10 × 9

Die Keimanlagen des Tieres sind in toto auf der Fig. 109 abgebildet.

2. Larve 13/7 mm lang, 31 Tage alt, keine sichtbaren Hinterbeinanlagen. Die Schnitte durch die Genitalanlagen dieses Tieres zeigen denen des soeben besprochenen gegenüber einige wichtige Unterschiede. Die beiden Keimleisten weisen einen etwas verschiedenen Grad der Entwicklung auf. Nämlich die rechte, die in der Ausbildung etwas zurückgeblieben ist, zeigt zwischen den Genitalsträngen (es sind je zwei in jeder Keimanlage) genau denselben kompakten Bau, wie die Drüsen unseres $12^1/_2$ mm langen Tieres des ersteren Typus. Im Bereich der Genitalstränge dagegen ist ein deutlicher Hohlraum zu sehen (primärer Genitalraum), der in Form einer Spalte den Genitalstrang von den anderen Elementen der Keimdrüse trennt. Diese letzteren (Gonocyten und Paragonien) erscheinen hier zu einem meistens einschichtigen Keimepithel angeordnet, auf dessen Oberfläche wieder das Peritoneum zu unterscheiden ist (Fig. 19). Die linke Anlage scheint insofern etwas weiter entwickelt zu sein, als in deren Hohl-

räumen kleine verästelte Zellen aufgetreten sind. Sie wandern höchst wahrscheinlich aus der Nierenanlage ein und bilden ein lockeres Gallertgewebe.

In den beiden Keimanlagen sind die Genitalstränge scharf abgegrenzt und es ist keine Umwandlung ihrer Elemente in Gonocyten wahrzunehmen.

Größenverhältnisse der Gonocyten bei diesen Individuen:

Kern in μ	12 × 10	11 × 10	11 × 11	10 × 10
Plasma in μ	14 × 12	14 × 11	13 × 12	12 × 12

Die Totalansicht der Keimanlagen der Larve ist auf der Fig. 104 zu sehen.

Damit sind wir an dem Punkt angekommen, wo eine Trennung der bis jetzt einheitlichen Entwicklungsbahn in zwei stattfindet. Wie uns die späteren Entwicklungsstadien belehren, handelt es sich um die ersten, auf Schnitten sichtbaren Zeichen einer Geschlechtsdifferenzierung: die dem ersten Typus angehörenden Keimanlagen sind als künftige Hoden, die des zweiten als künftige Ovarien aufzufassen. Aeußerlich ist das Geschlecht an den beiderlei Keimdrüsenrudimenten nicht zu bestimmen (vergl. Fig. 104 und 109).

Es wird jetzt meine Aufgabe sein, die weitere Entwicklung der Keimanlagen der beiden Geschlechter weiter zu verfolgen.

C_1. Entwicklung des Hodens.

Larve 16/8 mm lang, 39 Tage alt, keine Hinterbeinrudimente zu sehen. In dem Verhalten der Keimanlage sind folgende Veränderungen zu konstatieren. Von dem embryonalen Gewebe der Genitalstränge sind nur einige Hilusportionen erhalten geblieben, die höchst wahrscheinlich soeben immigriertes nephrogenes Gewebe darstellen (Fig. 20). Die älteren Teile der Genitalstränge sind vollständig in Keimgewebe umgewandelt und mit demjenigen verschmolzen, das schon vorher in der Drüse vorhanden war. Zugleich ist die Bildung eines mit lockerem Gewebe ausgefüllten Hohlraumes zu sehen (primärer Genitalraum), der besonders zwischen den Anhäufungen des Keimgewebes, welche den früheren Genitalsträngen entsprechen, deutlich hervortritt (Fig. 40).

Larve 19/9 mm lang, 43 Tage alt, die Anlagen der Hinterbeine als kleine Höckerchen sichtbar. Nicht die geringste Spur von Genitalsträngen ist mehr vorhanden. Sie werden zweifellos für die Neubildung des Keimgewebes total aufgebraucht. Der auf dem vorhergehenden Stadium entstandene primäre Genitalraum ist durch das wachsende Keimgewebe stark reduziert worden, so daß nur verhältnismäßig unbedeutende Reste desselben bestehen bleiben, wie uns das Photogramm eines Längsschnittes durch die Drüse deutlich zeigt (Fig. 82). Diese mit Bindegewebe ausgefüllten Reste des primären Genitalraumes stehen immer mit dem Mesorchium in Verbindung.

Die Totalansicht der Keimanlagen dieses Individuums ist auf der Fig. 110 zu finden.

Größenverhältnisse der Keimzellen wurden gefunden:

Kern in μ	13 × 10	11 × 10	9 × 9	10 × 9	9 × 9
Plasma in μ	16 × 14	14 × 12	12 × 11	11 × 10	10 × 10

Larve 23/11 [2/2] mm[1]) lang, 47 Tage alt. Die Fig. 16 zeigt einen Querschnitt durch die linke Drüse dieses Tieres, und zwar durch die Stelle, wo der mit Stützgewebe ausgefüllte primäre Genitalraum noch am bedeutendsten erscheint. Das Photogramm Fig. 83 bezieht sich auf einen Längsschnitt durch die rechte Drüse desselben Individuums. Da ist zum ersten Mal die Anwesenheit eines Blutgefäßes zu konstatieren. Dieses tritt durch das Mesorchium in das hintere Drittel der Keimanlage hinein, biegt sich, im Gallertgewebe des primären Genitalraumes eingebettet, nach vorne und ist bis zum Vorderende des Hodens zu verfolgen. Drei kurze Genitalstränge sind am Hilus auf einem anderen Schnitte derselben Serie deutlich zu sehen.

Kaulquappe 27/13 [3/2] mm lang, 57 Tage alt. Die Keimanlage hat sich bedeutend vergrößert und in deren Struktur sind einige wichtige Veränderungen aufgetreten. Der primäre Genitalraum hat eine weitere Reduktion erlitten; unbedeutende Spalträume im Keimgewebe sind als seine Reste anzusehen. Sein ehemaliges Gallertgewebe ist fester geworden, indem die sternförmigen Zellen sich zu Bindegewebsfasern umgewandelt haben. Die richtigen Genitalstränge fehlen, aber es ist am Hilus stellenweise eine Zufuhr von embryonalem Zellmaterial durch das Mesorchium zu bemerken (Fig. 18). Es ist dabei leicht zu verfolgen, wie ein Teil dieses Zellmaterials sich in faseriges Bindegewebe umwandelt. Eine dünne Bindegewebsschicht ist an der ganzen Peripherie des Hodens dicht unter dem Cölomepithel zu sehen (Tunica albuginea). An dem Material des Keimgewebes, welches auf den vorhergehenden Stadien ein ziemlich einheitliches Ganzes bildete, bemerkt man den Beginn einer Zerteilung. Verschieden große Gruppen von Spermatogonien mit ihren Paragonien fangen an, sich abzugrenzen. An diesem Prozeß nimmt auch ein Teil des umgebenden Bindegewebes teil, indem seine Fasern sich parallel der Oberfläche dieser Gruppen orientieren und sich derselben fester anschmiegen.

Betrachten wir genauer das Peritonealepithel des Hodens auf diesem Stadium, so sehen wir, daß es als eine äußerst dünne Lamelle erscheint, in welcher stark abgeplattete Kerne eingebettet sind. Aber am unteren Rande der Fig. 18 ist eine Strecke wahrzunehmen, wo der Peritonealüberzug in Form eines bedeutend dickeren kubischen Epithels erscheint. Da sieht man eine größere Zelle (*Kz*), die

1) Wegen der Bezeichnungen s. p. 93.

noch in der Reihe der Peritonealzellen liegt, aber sichtbar den Charakter einer Spermatogonie angenommen hat. Beim Durchmustern der ganzen Schnittserie findet man solche Zellen überall im Peritonealepithel, und sie sind zweifellos als umgewandelte Epithelzellen aufzufassen.

Auf diesem Stadium konnte ich ein ziemlich häufiges Degenerieren von einzelnen Spermatogonien sowie Paragonien beobachten.

Die Fig. 111 veranschaulicht uns die Keimdrüsen dieses Tieres in toto.

Kaulquappe 39/18 [15/2] mm lang, 69 Tage alt. Der Umfang der Drüsen hat noch merklich zugenommen (Fig. 23; Totalansicht Fig. 112). Das Durchmustern einer Querschnittserie der linken Drüse überzeugt uns, daß eine Zufuhr von embryonalem Gewebe durch das Mesorchium in Form von Strängen wieder stattgefunden hat. Ein solcher Strang ist auf dem abgebildeten Schnitte (Fig. 23) in der ganzen Länge getroffen worden. Durch den Spalt zwischen den beiden Endothellamellen der Hohlvene in den Hoden eintretend, behält er am Hilus noch den Charakter von Embryonalgewebe. Seine tiefer in der Keimdrüse liegenden Teile nehmen allmählich die Merkmale von faserigem Bindegewebe an, das in alle umgebenden Lücken eindringt. Es sind zwar nur zwei solche Stränge von embryonalem Gewebe, die in der dargestellten Form wahrzunehmen sind. Es gibt aber außerdem in den zentralen Teilen des Hodens noch wenigstens zwei Anhäufungen von indifferentem Zellmaterial, die wahrscheinlich als in der obigen Weise eingewanderte Stränge aufzufassen sind, welche ihren Zusammenhang mit dem WOLFFschen Körper verloren und sich in der Tiefe des Hodens konzentriert haben.

Die soeben besprochenen Stränge des Embryonalgewebes scheinen ihrem Ursprung und der Form nach eine zweite Generation von Genitalsträngen darzustellen. Von denen der ersten Generation sind sie allerdings dadurch zu unterscheiden, daß sie kein Keimgewebe mehr bilden.

Die Zergliederung des Keimgewebes hat weitere Fortschritte gemacht. Man kann ganz deutlich die Anlagen der Hodenampullen in Form von verschieden großen, scharf abgegrenzten, von einer Bindegewebshülle umgebenen Gruppen von Spermatogonien und Paragonien unterscheiden.

Das auf der Fig. 84 reproduzierte Photogramm eines Längsschnittes durch die rechte Keimdrüse desselben Tieres zeigt uns die Verteilung der Hodenampullen sowie die zentral liegenden Teile der Genitalstränge (die Hilusabschnitte derselben sind auf dem Schnitte nicht getroffen worden). In zwei Ampullen am linken Rande des Schnittes ist schon bei dieser schwachen Vergrößerung eine deutliche Höhle wahrzunehmen. Eine solche Ampulle bei starker Vergrößerung ist auf der Fig. 24 dargestellt. Da in dem Zentralraum von solchen Ampullen sehr häufig degenerierende Spermatogonien zu finden sind, ist es klar, daß derselbe

infolge von Einschmelzen einer resp. einiger Keimzellen entstanden ist. Dabei will ich daran erinnern, daß die Lumina der Hodenkanälchen bei den Selachiern (SEMPER, 1875) und beim Hühnchen (SEMON, 1887) auf eine ganz ähnliche Weise gebildet werden.

Für dieses Stadium ist das Vorhandensein des Zentralraumes in den Ampullen höchst charakteristisch, wie die Durchmusterung von Schnittserien durch verschiedenen Larven angehörende Hodenanlagen deutlich zeigt. Wir werden sehen, daß diese Höhle ein vorübergehendes Gebilde darstellt.

Interessant ist es, daß noch auf diesem verhältnismäßig späten Stadium im vorderen Teile des gonalen Abschnittes am Hilus bedeutende Reste des primären Genitalraumes (mit Bindegewebe ausgefüllt) zu treffen sind. Außerdem findet man im Peritonealepithel einzelne Keimzellen liegen. Andere sind vereinzelt dicht unter demselben zu sehen, so daß eine zentripetale Verlagerung derselben wahrscheinlich erscheint.

Es sind vielfach Keimzellen mit 2—3 kleineren Kernen zu finden, die wahrscheinlich durch Durchschnürung des zuerst in der Einzahl vorhanden gewesenen Kernes entstanden sind.

Größenverhältnisse der Keimzellen:

Kern in μ	13 × 10	13 × 10	13 × 10	10 × 8
Plasma in μ	16 × 12	16 × 12	16 × 11	14 × 10 .

L a r v e 38/18 [30/2] m m l a n g. Dieses Tier ist, wie der schon bedeutend reduzierte Darmkanal zeigt, gerade i n d e r M e t a m o r p h o s e b e g r i f f e n. Es sind keine Veränderungen im Vergleich mit dem vorher beschriebenen Tiere zu sehen. Die Höhlen der Hodenampullen sind immer noch sehr deutlich. Die äußere Form der Hoden des Tieres ist auf der Fig. 113 zu sehen.

N a c h d e m E n d e d e r M e t a m o r p h o s e ist die äußere Form des Hodens für das Organ in erwachsenem Zustande typisch geworden (Fig. 114). Was die innere Struktur betrifft, so sind da folgende Veränderungen hervorzuheben. Die Hohlräume in den Ampullen sind wieder durch das Zusammenrücken der Zellen verschwunden. Vielfach haben die Ampullen eine längliche Form, etwa wie eine Birne, deren kurzer Stiel aus Paragonien besteht und meistens zur Zentralachse des Hodens gerichtet ist, was besonders deutlich auf manchen Längsschnitten hervortritt (Fig. 25). Im Zentrum der Ampullen findet man in der Regel eine Anhäufung von Paragonien, indem die Spermatogonien mehr peripher liegen. Die Genitalstränge sind kaum zu finden. Die Ampullen sind von Bindegewebshüllen umgeben. Eine Schicht von Bindegewebe ist auch unter dem Peritonealüberzug stark entwickelt. Hie und da sieht man unter den Hodenampullen Anhäufungen von indifferenten Zellen. Die Fig. 62 kann einen guten Begriff von der Struktur der Drüse in der Normalreihe gleich nach der Metamorphose

geben, obgleich sie zu einer anderen Entwicklungsreihe (Spätbefruchtungstypus) gehört.

Einige Größenverhältnisse der Spermatogonien auf diesem Stadium:

Kern in μ	12×9	12×12	12×9	10×9	11×8
Plasma in μ	19×14	15×14	15×12	15×12	14×11

Meistens schon bald nach dem Ende der Metamorphose findet man Tiere mit Hoden, in welchen die Bildung von Ausführungskanälchen im Gange ist. Es werden gewöhnlich 3—4 angelegt, in Form von soliden Strängen, die aus Zellen mit länglichen, parallel der Längsdimension des Gebildes orientierten Kernen bestehen und von dem Hilus in die Tiefe des Hodens ziehen (Fig. 38). Sie sind auch auf Schnittserien im Mesorchium eine Strecke weit zu verfolgen. Aber nie konnte ich weder kurz nach der Metamorphose, noch Monate lang nachher irgendwelchen Zusammenhang zwischen den Anlagen der Ausführungsgänge und der Nierenkanälchen konstatieren. Ich bin vielmehr zum Schluß gekommen, daß ein solcher Zusammenhang sich nur viel später bilden kann. Da ich ferner die Anlagen der Ausführungskanälchen immer schon von bedeutender Ausdehnung finde, glaube ich, daß sie nicht vom Hilus in den Hoden hinein vorwachsen, sondern an Ort und Stelle, und zwar simultan auf der ganzen Länge gebildet werden.

Aus welcher Quelle entstehen nun die Ausführungskanälchen? Ihrer Lage nach gleichen sie in hohem Maß den Genitalsträngen und man möchte gern annehmen, daß sie aus der zweiten Generation der letzteren stammen. Ein unmittelbarer Zusammenhang ist aber schwer zu finden, da dicht vor dem Auftreten der Ausführungskanälchenanlagen die Genitalstränge meistens nicht mehr mit Deutlichkeit wahrzunehmen sind. Man bekommt vielmehr den Eindruck, daß die Ausführungskanälchen sich aus dem Hodenstroma differenzieren, welches stellenweise den indifferenten Charakter eines Embryonalgewebes behält. Daß dieses Gewebe teilweise, wenn nicht größtenteils, aus den aufgelösten Genitalsträngen stammt, ist kaum zu bezweifeln.

Das Photogramm Fig. 85 zeigt uns einen Längsschnitt durch den Hoden zur Zeit der Entstehung der Ausführungskanälchen.

Das älteste Tier, das ich in bezug auf die Struktur des Hodens untersuchte, wurde im Weiher von Irschinhausen am 12. Mai 1908 gefangen und hatte eine Größe von 26/26 [67/2] mm. Meiner Erfahrung nach entspricht dies einem Alter von 2 Jahren (von der Befruchtung an). In der Struktur des Keimgewebes waren keine Veränderungen zu sehen. Dafür hatte die Ausbildung des Ausführungssystems des Hodens einige Fortschritte gemacht. Auf der Fig. 30 ist der Hilusteil eines Querschnittes dargestellt, wo ein Ausführungskanälchen der Länge nach getroffen wurde. Wir sehen, daß es jetzt ein Rohr bildet, dessen

Wand aus einem kubischen Epithel besteht. Das Durchmustern der benachbarten Schnitte der Serie zeigt, daß dieses Rohr auf diesem Stadium an beiden Enden wirklich blind geschlossen ist. In den zentralen Teilen des Hodens sind jetzt die Anlagen des „intratestikulären Hodennetzes" sichtbar, wie es die Fig. 33 veranschaulicht. Auf gewissen Strecken sieht man die Spalträume zwischen den Hodenampullen bedeutend erweitert und von Strängen eines Gewebes ausgefüllt, das aus plasmareichen Zellen mit länglichen, tangential zu der Oberfläche der benachbarten Ampullen orientierten Kernen besteht. Diese Stränge sind deutlich konturiert und von dem umgebenden Bindegewebe scharf abgegrenzt. Indem man viele Schnitte in bezug auf die Ausbildung der in Betracht kommenden Anlagen studiert, gewinnt man die Ueberzeugung, daß dieselben aus dem interampullaren Bindegewebe entstehen, wobei die Zellen des letzteren sich in gewissen Zügen anhäufen, plasmareicher werden und den Charakter eines Embryonalgewebes annehmen.

Größenverhältnisse einiger Spermatogonien:

Kern in μ	12 × 12	12 × 11	12 × 10	13 × 9
Plasma in μ	19 × 16	19 × 14	18 × 14	16 × 10

Damit bin ich zum Ende der Beschreibung der Ausbildung des gonalen Abschnittes des Hodens (NT. I) gekommen. Jetzt werde ich den Entwicklungsgang desselben kurz rekapitulieren und seine wichtigsten Momente hervorheben.

A. Die Genitalanlage ist zuerst als eine unpaare mediane Dotterleiste auf der dorsalen Seite der Dottermasse im hinteren Teile des Rumpfes bei $6^1/_2$—7 mm langen Larven wahrzunehmen (Fig. 1). Durch die beiden gegeneinander wachsenden Seitenplatten wird diese Leiste von der übrigen Dottermasse abgetrennt und in einen median verlaufenden Dotterzellenstrang umgewandelt (Fig. 2). Bald zerfällt der letztere in zwei Reihen von Dotterzellen (von jetzt an primäre Gonocyten zu nennen), die rechts und links in den Winkeln zwischen der Kardinalvene und dem Parietalblatt der Seitenplatte im Axialmesenchym eingebettet liegen (Fig. 3 und 4). Da vermehren sie sich durch Teilung, und zu gleicher Zeit beginnt die Einwanderung einiger Mesenchym- resp. Peritonealzellen zwischen die Gonocyten (Fig. 5).

Unter Zunahme der Gonocytenzahl rücken die beiden Keimanlagen in Form von hohen Leisten in die Leibeshöhle hinein. Jede derselben besteht jetzt, außer den Gonocyten, auch aus Paragonien und ist von einem Peritonealepithel überzogen. Zu dieser Zeit ist das Mesenterium unter starker Erweiterung der Cölomhöhlen vollständig ausgebildet, das axiale Mesenchym hat sich in das nephrogene Gewebe umgewandelt, die Kardinalvenen sind im Begriff, zu einer Vena cava posterior zu verschmelzen (Fig. 6). Unter Ausbildung des Mesogoniums wird die Keimleiste im Querschnitt birnförmig (Fig. 11). Der von dem ersten Erscheinen

der Keimanlagen zu konstatierende Zuwachs der Keimzellenzahl ist zuerst ausschließlich auf die Teilung der primären Gonocyten zurückzuführen. Dann kommt die Umwandlung der Paragonien und teilweise auch der Peritonealzellen hinzu.

Bei 11 mm langen Larven fängt das nephrogene Gewebe an, in Form von sogenannten Genitalsträngen in die Keimanlage einzuwandern (Fig. 15). Auf diesem Stadium setzt der Prozeß ein, der von BOUIN (1901) als „ponte des ovules primordiaux" bei *Rana temporaria* beschrieben wurde (Fig. 21). Es erscheinen die beiden „sterilen" Abschnitte der Keimanlage — der pro- und epigonale.

B. Bei $12^1/_2$— 13 mm großen Larven treten die ersten Geschlechtsunterschiede auf. Bei den künftigen Männchen bleibt die Keimleiste kompakt, die Genitalstränge bekommen nähere Beziehungen zum Keimgewebe und ihre Zellen fangen an, sich in Keimzellen umzuwandeln (Fig. 17 und 22). Bei den Weibchen ordnet sich das Keimgewebe zu einem peripheren Keimepithel. Zwischen dem letzteren und den Genitalsträngen entsteht ein mit Gallertgewebe ausgefüllter Raum (der primäre Genitalraum). In den Genitalsträngen werden keine Gonocyten gebildet (Fig. 19).

C. In dem jungen Hoden bildet sich auch vorübergehend ein mit Gallertgewebe ausgefüllter primärer Genitalraum (16 mm Länge, Fig. 40), der aber bald von dem wachsenden Keimgewebe verdrängt wird. Die Genitalstränge scheinen für einige Zeit ganz zu verschwinden, indem sie im Prozeß der Spermatogonienbildung aufgebraucht werden und, mit dem älteren Keimgewebe verschmelzend, ihre Selbständigkeit verlieren.

Die späteren Stadien werden durch folgende Vorgänge charakterisiert: starker Zuwachs des Keimgewebes, Umbildung des Gallertgewebes des Stromas in Bindegewebe (27 mm Länge, Fig. 18). Dann folgen das Auftreten von neuen Genitalsträngen, Einteilung des Keimgewebes in abgegrenzte Zellgruppen — die Hodenampullenanlagen (Fig. 23), Bildung von Hohlräumen in den letzteren (39 mm Länge, Fig. 84 und 24). Ungefähr zur Zeit der Metamorphose verschwinden die Ampullenhohlräume (Fig. 25), die Genitalstränge sind auch nicht mehr zu unterscheiden. Bei vierbeinigen Tieren werden bald die Anlagen der Ausführungskanälchen aus dem Hodenstroma gebildet (Fig. 85 und 38). Längere Zeit stehen sie mit der Niere in keinem Zusammenhang (Fig. 30). In den zentralen Teilen der Drüsen ordnen sich die Bindegewebselemente zu den Anlagen des intratestikularen Hodennetzes (Fig. 33).

Entwicklung des Fettkörpers.

Wir haben gesehen, daß die Anlage des Fettkörpers bei einer 11 mm langen Kaulquappe zum ersten Mal zu treffen war und daß dieselbe bei 12 mm langen Tieren von dem gonalen Abschnitte der Keimanlage deutlich getrennt

erschien. Auf diesem Stadium konnte man eine Gonocyte in der Fettkörperanlage finden.

Die erste Bildung eines Auswuchses der Fettkörperanlage konnte ich auf der linken Seite bei einem 19/9 mm langen, 43 Tage alten Tiere beobachten (Fig. 110). In dem rechten progonalen Abschnitte der Keimanlage derselben Larve, welcher im ganzen auf 44 Querschnitten getroffen war, konnte ich auf dem 33. und 37. Schnitte typische Keimzellen finden. Auf der rechten Seite konnte ich den Beginn von Auswüchsen erst bei einem 22 mm langen Tiere treffen.

Die Fig. 81 stellt einen Längsschnitt durch die rechte Fettkörperanlage eines 22/11 mm langen, 47 Tage alten Tieres dar. Wir sehen, daß die Anlage kaudalwärts aus einer Anhäufung von indifferentem Gewebe besteht, die von dem Peritoneum überzogen ist. Kopfwärts besteht die Anlage fast ausschließlich aus einer Peritoneumlängsfalte (auf den Querschnitten sind hie und da Bindegewebselemente darin zu sehen). Dieser Längsschnitt veranschaulicht auch das Wachstum der Anlage in die Länge: der Faltungsprozeß schreitet eine Zeitlang immer kopfwärts fort. Dabei wandert in den Spaltraum zwischen den beiden Endothellamellen nur allmählich Zellmaterial in Form von Strängen (wenigstens im hinteren Abschnitt) und Mesenchymelementen aus dem WOLFFschen Körper ein. An zwei Punkten sind Wucherungen zu bemerken. Man sieht, daß der Peritonealüberzug an den betreffenden Stellen den Charakter eines kubischen Epithels angenommen hat und von einer strangartigen Ansammlung eines indifferenten Gewebes ausgestülpt wird.

Noch bei einem 23/11 [2/2] mm langen, 43 Tage alten Tiere konnte ich Spermatogonien im progonalen Abschnitt der rechten Keimanlage finden.

Die Fettbildung fängt bei 27 mm langen Tieren in der linken Anlage an, etwas später in der rechten. Der Prozeß schreitet zentrifugal und kopfwärts fort.

Die weiteren Stadien sind aus früheren Untersuchungen zu gut bekannt, als daß ich sie nochmals zu beschreiben brauchte. Ich werde nur auf das Photogramm Fig. 85 aufmerksam machen, das die Differenzierung eines Ausführungskanälchens im Fettkörper zeigt.

Entwicklung des Ligamentum triangulare.

Oben haben wir gesehen, daß der epigonale Abschnitt bei 11 mm langen Larven als eine Verdickung des Peritonealepithels auf einer kurzen Strecke zu sehen ist (Fig. 39).

Die Fig. 77, die sich auf eine 12/6 mm lange, 27 Tage alte Kaulquappe bezieht, zeigt uns, wie dieser Abschnitt die Form einer soliden Leiste annimmt. Die von dem Peritonealepithel überzogene Zellmasse steht mit dem embryonalen Gewebe der Nierenanlage in Zusammenhang und kann als ein rudimentärer Genitalstrang aufgefaßt werden.

Bei einem 14/7 mm langen, 37 Tage alten Tiere ist die epigonale Leiste höher geworden, bleibt aber immer noch kompakt (Fig. 78).

Auf der Fig. 79 (Larve 39/18 [15/2] mm lang, 69 Tage alt) finden wir die folgende Struktur der epigonalen Leiste. Die innere Zellenmasse hat sich in ein lockeres, faseriges Bindegewebe umgewandelt, welches den Spaltraum zwischen den beiden Lamellen der Peritonealduplikatur ausfüllt. Ein anderer Querschnitt durch dieselbe Anlage ist auf der Fig. 80 reproduziert. Da ist das Einwachsen eines schwachen, aber ganz typischen Genitalstranges in die epigonale Leiste zu beobachten. Auf den beiden Schnitten (sowie auf vielen anderen) sind Spermatogonien unter dem Peritonealepithel zu sehen. Dieselben treten auch auf allen früheren Stadien sehr häufig auf.

Die Fig. 78 einerseits und die Figuren 79 und 80 andererseits beziehen sich auf den vorderen und mittleren Abschnitt der Epigonalanlage. Im hinteren treffen wir immer Bilder, die den Figuren 39 und 77 entsprechen: die Anlage wächst fortwährend in die Länge nach hinten, wobei neue Abschnitte immer so entstehen, wie zuerst die vordersten.

Die Figuren 26, 28 und 29 stellen drei Querschnitte durch den vorderen resp. mittleren und hinteren Teil des epigonalen Abschnittes (hier schon zu einem typischen Ligamentum triangulare ausgebildet) des Hodens eines Tieres am Ende der Metamorphose (19/18 [47/2] mm lang, 93 Tage alt) dar. Vorne (Fig. 26) finden wir die Leiste sehr hoch, bestehend aus kompaktem Gewebe. In der Mitte (Fig. 28) wird sie viel niedriger und besteht nunmehr hauptsächlich aus lockerem faserigen Bindegewebe. Ganz hinten (Fig. 29) finden wir nur einen niedrigen Wulst, der aus einer Anhäufung von Bindegewebe besteht und von einem verdickten Peritoneum überzogen ist.

C_2. Entwicklung des Ovars.

Wir haben gesehen, daß das erste Entwicklungsstadium, auf welchem die Keimanlage als weiblich sich erkennen läßt, bei 13 mm langen Larven zu treffen ist (Fig. 19). Die Ausbildung eines Keimepithels, das Auftreten eines beträchtlichen primären Genitalraumes, welcher bald mit Gallertgewebe ausgefüllt wird, und die Selbständigkeit der Genitalstränge waren für dieses Stadium charakteristisch.

Die Fig. 41 stellt ein Stück von einem Längsschnitt durch die rechte Ovarialanlage eines 16/8 mm großen, 35 Tage alten Tieres dar (das zwar aus einer Kultur des NT. II[1]) stammt, aber genau dieselben Verhältnisse wie die entsprechend großen Kaulquappen des NT. I zeigt). Da finden wir folgende Veränderungen im Vergleich mit dem 13-mm-Stadium. 1) Das Keimepithel hat sich

1) Die Erklärung der Bezeichnungen siehe p. 93.

verdickt und ist mehrschichtig geworden. 2) Der primäre Genitalraum ist beträchtlich größer geworden. 3) In den distalen Abschnitten einiger Genitalstränge beginnt der sekundäre Genitalraum als eine Höhle sich zu bilden, indem die Zellen des indifferenten Gewebes der entsprechenden Region der Stränge auseinanderweichen. Nach wie vor sind keine Keimzellen in den Genitalsträngen zu finden (Fig. 41).

Auf den Figuren 31 und 32 sehen wir Teile von zwei Querschnitten durch die Keimanlage eines 16/8 mm langen, 44 Tage alten Tieres. Auffallenderweise sind nur spärliche Ovogonien im Keimepithel vorhanden. Dafür sieht man sehr oft rundliche Hohlräume darin, die ihrer Größe nach Ovogonien entsprechen (Fig. 31). Die Fig. 32 zeigt uns, wie eine Ovogonie, von Paragonien umgeben, sich von dem Keimepithel losgelöst hat und nur durch einen dünnen Plasmafaden mit demselben in Verbindung steht. Es ist kaum zu zweifeln, daß die Hohlräume in dem Keimepithel solchen herausgefallenen Ovogonien ihren Ursprung verdanken. So sehen wir, daß der Prozeß der Eierausstoßung, den wir bei noch indifferenten Formen von 11—12 mm Länge kennen gelernt haben, sich auch bei schon geschlechtlich differenzierten weiblichen Tieren noch beobachten läßt.

Das Photogramm eines Längsschnittes durch ein Ovar einer 19/9 mm langen, 44 Tage alten Kaulquappe (Spuren von Hinterbeinen) ist auf der Fig. 86 zu finden. Da sieht man den großen, mit Gallertgewebe ausgefüllten primären Genitalraum im Inneren der Drüse und die zwei von dem Mesovarium einwachsenden Genitalstränge, von denen der vordere schon ausgehöhlt ist.

Die Totalansicht der Keimdrüsen ist auf der Fig. 105 zu finden.

Einige Größenverhältnisse der Keimzellen auf diesem Stadium:

Kern in μ	11 × 7	8 × 8	8 × 7	8 × 6
Plasma in μ	12 × 9	10 × 10	11 × 8	10 × 9

Die erste Bildung von „Einestern“ habe ich bei einer 21/10 mm langen, 38 Tage alten Kaulquappe (Hinterbeine soeben sichtbar geworden) beobachten können. Die Keimzellen der Nester waren teilweise in die Wachstumsperiode eingetreten.

Die Figuren 87—91 reproduzieren eine Reihe von Photogrammen, welche die weitere Organogenese des Ovariums auf Längsschnitten bei schwacher Vergrößerung darstellen.

Larve 23/11 [2/2] mm lang, 44 Tage alt. Die Zahl der Genitalstränge hat bis 6 zugenommen (Fig. 87), alle haben einen Hohlraum im distalen Abschnitt ausgebildet, der proximale ist noch solid geblieben und steht mit dem Mesovarium in Zusammenhang. Der primäre, mit Gallertgewebe ausgefüllte Genitalraum ist noch ziemlich weit.

Larve 27/13 [3/2] mm lang, 52 Tage alt (Fig. 88). Die Genitalstränge sind zu 6 Bläschen geworden, die in einer Reihe längs der Achse des Ovariums angeordnet sind. Das Keimepithel hat sich beträchtlich verdickt. Der primäre Genitalraum ist stark reduziert und fast nur noch im Zentrum der Drüse, zwischen den Genitalbläschen, vorhanden.

Die Totalansicht der Keimanlagen dieses Tieres ist auf der Fig. 106 abgebildet.

Larve 34/16 [7/2] mm lang, 66 Tage alt (Fig. 89). Einzelne Ovocyten in den Nestern sind auf den Vorstadien der Dotterbildung und trennen sich aus dem Nestkomplexe, von einer aus Paragonien gebildeten Granulosa und einer Theca bindegewebigen Ursprungs umgeben. Die abgetrennten Ovocyten dringen in die Spalten zwischen den Ovarialhöhlen ein und verursachen die Abplattung derselben in kopfkaudaler Richtung.

Larve 40/18 [17/2] mm lang, 70 Tage alt (Fig. 90, Totalansicht Fig. 107). Die abgetrennten Ovocyten sind noch größer geworden. Sie dringen immer weiter in die Tiefe der Drüse hinein. Die Genitalblasen werden dabei weiter deformiert und deren sekundäre Genitalräume eingeengt. Einige Nester werden total in einzelne Ovocyten aufgelöst, die dann in die Genitalhöhlen hineinragen, indem sie das Endothel derselben ausstülpen.

Das auf der Fig. 91 reproduzierte Photogramm bietet das typische Bild eines Längsschnittes durch das Ovarium eines Fröschchens nach beendeter Metamorphose. Die Hauptmasse des Organs besteht aus großen dotterführenden Ovocyten. Die früheren Ovocytenstadien sind nur in spärlichen Ansammlungen dicht an der Peripherie der Drüse zu treffen. Die sekundären Genitalräume sind zu engen oder sogar virtuellen Spalträumen reduziert.

Die Totalansicht der Ovarien dieses Stadiums ist durch die Fig. 108 veranschaulicht.

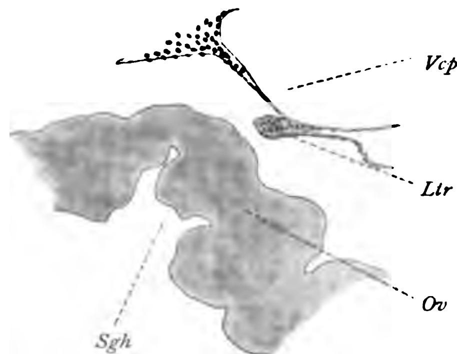


Fig. 5. *Ltr* Ligamentum triangulare. *Ov* Wand des Ovars. *Sgh* sekundärer Genitalraum. *Vcp* Vena cava posterior. Querschnitt. Ok. 4, Obj. 8.

Was die sterilen Abschnitte der weiblichen Keimanlage betrifft, so sind keine beträchtlichen Unterschiede in der Entwicklung der inneren Struktur derselben von dem zu notieren, was wir schon bezüglich der männlichen Individuen kennen gelernt haben. Auch bei den Weibchen treten typische Keimzellen in den progonalen sowie epigonalen Abschnitten im Laufe der Entwicklung vorübergehend auf. Ein Ligamentum triangulare ist auch

bei den ausmetamorphosierten Weibchen zu treffen. Nur ist es rudimentär und liegt unter dem Hinterende des Ovars (Textfig. 5).

Jetzt wollen wir die Entwicklung des Ovars kurz zusammenfassen.

Die ersten Stadien (13 mm Länge) sind durch einen weiten primären, mit Gallertgewebe ausgefüllten Genitalraum charakterisiert, der von einem einschichtigen Keimepithel umgeben ist, und in den die Genitalstränge frei hineinhängen (Fig. 19). Dieser primäre Raum wird allmählich durch die zu Genitalblasen umgewandelten Genitalstränge und das sich verdickende Keimepithel verdrängt. Das letztere wird mehrschichtig und bildet die Ovogoniennester aus (Fig. 41, 86—88). Die Ovogonien treten dann in die Wachstumsperiode ein. Sobald die Vorstadien der Dotterbildung erreicht sind, fallen einzelne Ovocyten aus den Nestern heraus, von einer Granulosa und Theca umgeben und gelangen in die Tiefe der Drüse. Durch ihre Ansammlung werden die sekundären Genitalräume deformiert, so daß sie allmählich schlitzförmig werden (Fig. 89—90). Jüngere kleine Ovocyten bleiben nur an der Peripherie des Organs in kleinen Mengen, und die Hauptmasse des Ovars besteht aus einem Haufen großer dotterführender Ovocyten (Fig. 91).

In keinem Moment der Entwicklung ist in den Genitalsträngen eine Neubildung von Keimzellen wahrzunehmen.

Normalreihe IIa.

Die Entwicklung bis zum Stadium der indifferenten, kompakten, von der Hohlvene abgesetzten Genitalanlage (Larven von 11 mm Länge) geht genau so vor sich, wie in der Normalreihe I. Bei 12 mm großen Kaulquappen finden wir die Keimanlagen aller Individuen in folgendem Zustande. Das Keimgewebe (d. h. die Gonocyten und Paragonien) hat sich zu einem Keimepithel angeordnet. Im Inneren der Anlage ist ein primärer Genitalraum entstanden, der mit lockerem Gallertgewebe ausgefüllt ist und in dem schon jetzt ein Blutgefäß zu sehen ist. Vom Hilus her ragt ein Genitalstrang in Form eines soliden Zapfens von indifferentem Embryonalgewebe ein wenig in den inneren Raum hinein (Fig. 43; Larve 12/6 mm lang, 36 Tage alt).

Das Photogramm der Fig. 92 zeigt uns einen Längsschnitt durch die rechte Drüse desselben Individuums. Das Keimepithel, der primäre mit Gallertgewebe ausgefüllte Genitalraum und die drei einwachsenden Genitalstränge sind deutlich zu unterscheiden. Auf der Fig. 115 ist die Totalansicht der Keimanlagen des Tieres zu finden.

Erst unter den 14 mm langen Tieren dieser Entwicklungsreihe sind zwei Gruppen von Individuen zu erkennen. Bei den Larven aus einer Gruppe sind außer der Größenzunahme keine weiteren Veränderungen der Keimanlagen wahr-

zunehmen. Bei denen der anderen tritt ein wichtiger Vorgang in den Genitalsträngen auf: ein Teil ihrer Zellelemente fängt an, sich in Keimzellen umzubilden.

Die Fig. 42 stellt einen Teil eines Längsschnittes durch die rechte Keimanlage einer 14/7 mm langen, 37 Tage alten Larve dar. Das Keimepithel ist schwach ausgebildet, streckenweise fehlt es unter dem Peritoneum gänzlich (z. B. bei *b*). Der weite primäre Genitalraum ist mit Gallertgewebe ausgefüllt. Von den zwei auf der Fig. 42 vorhandenen Genitalsträngen, die noch frei in den Innenraum hängen, besteht der eine noch hauptsächlich aus einem indifferenten Zellmaterial. An seinem distalen Ende sind jedoch zwei Keimzellen zu finden; daneben liegt eine indifferente Zelle, deren angeschwollener und abgerundeter Kern dieselbe als eine Uebergangsform zu einer Keimzelle erkennen läßt. Der zweite Genitalstrang besteht hauptsächlich aus typischen Keimzellen, unter denen kleinere Zellen zerstreut liegen, welche jetzt Paragonien zu nennen sind. Im ganzen sind 5 Genitalstränge vorhanden.

Wie der Vergleich mit den späteren Stadien dieser Reihe zeigt, handelt es sich in diesem Fall um eine Hodenanlage. Die Tiere dagegen, welche keine Keimzellenbildung in den Genitalsträngen zeigen, sind vorläufig nicht als einem bestimmten Geschlecht angehörig mit voller Sicherheit zu erkennen. Ich konnte nämlich noch 16/9 mm große Larven finden, bei denen nur die ersten Keimzellen in den Genitalsträngen erschienen waren. Aber von diesem Momente an (16 mm Länge) ist das Geschlecht der Kaulquappen auf Schnitten mühelos zu definieren: bei den Männchen haben sich die Genitalstränge in Keimgewebe umgewandelt, bei den Weibchen, wo sie jetzt schon in der Zahl von 6 auftreten, sind sie steril geblieben, bilden aber die sekundären Genitalräume aus (Fig. 41).

Männliche Larve 16/9 mm lang, 40 Tage alt. Die Figuren 35 und 34 stellen zwei Querschnitte durch die linke Genitalanlage dar. Auf der ersteren ist ein Genitalstrang der Länge nach getroffen worden. Am Hilus besteht er noch aus einem indifferenten Zellmaterial und steht durch das Mesorchium mit dem nephrogenen Gewebe in Verbindung. Sein distaler Teil ist dagegen in Keimgewebe umgewandelt. Dasselbe fängt an, mit dem Keimepithel zu verschmelzen. Sonst ist der Genitalstrang von der Hodenwand getrennt.

Die Fig. 34 zeigt einen Querschnitt derselben Hodenanlage zwischen zwei Genitalsträngen. Da sehen wir, wie weitlumig der mit Gallergewebe ausgefüllte primäre Genitalraum erscheint. Dieser Figur wie auch der vorhergehenden läßt sich deutlich entnehmen, daß eine Konzentrierung des Keimepithels an dem First der Keimleiste stattfindet, so daß der proximale Teil der Wand der Hodenanlage fast ausschließlich aus dem Peritoneum besteht.

Die Fig. 93 reproduziert das Photogramm eines Längsschnittes durch die etwas in der Entwicklung zurückgebliebene rechte Genitalanlage desselben Indi-

viduums. Die teilweise getroffenen Genitalstränge (im ganzen sind es 5) fangen an, Keimzellen zu bilden. Sie sind noch verhältnismäßig schwach entwickelt. Dafür ist der primäre (Gallertgewebe führende) Genitalraum beträchtlich ausgebildet, nicht weniger als bei einem entsprechend großen weiblichen Tier aus derselben Zucht (Fig. 41).

Auf der Fig. 119 sind die Hodenanlagen des Tieres in toto abgebildet. In der linken schimmern 6 Genitalstränge, in der rechten 5 durch die äußere Wand des Organs. Die Totalansicht der Keimanlagen eines Weibchens von derselben Größe ist auf der Fig. 116 zu finden.

Jetzt wollen wir die drei Figuren (Längsschnitte) 40, 42 und 41 nebeneinander betrachten. Die Fig. 40 bezieht sich auf eine 16 mm große Larve männlichen Geschlechtes aus der Normalreihe I, die Fig. 41, auf eine weibliche Larve aus der Normalreihe IIa, wäre aber ein typisches Bild auch für ein Weibchen derselben Größe aus der NR. I. Die Fig. 42 gehört zu einem 14 mm großen Tiere aus der NR. IIa; da aber genau dieselben Bilder öfter auch auch bei 16 mm großen Tieren aus derselben Zucht zu finden sind, kann man die drei Figuren, als derselben Entwicklungsstufe der Tiere entsprechend, miteinander vergleichen.

Wir sehen, daß die Drüse der ♂-Larve aus der NR. I aus einem kompakten Keimgewebe besteht, in welchem stellenweise Anhäufungen von Gallertgewebe (primäre Genitalräume) eingebettet sind. Die ♀- und ♂-Larven aus der NR. IIa zeigen dagegen einen einheitlichen primären Genitalraum, in welchem Genitalstränge hängen. Es ist nicht schwer, sich zu überzeugen, daß die Hodenanlagen der beiden Entwicklungsreihen nach demselben Prinzip gebaut und die Unterschiede nur gradueller Natur sind. Es entsprechen nämlich die hintereinander liegenden kompakten Stellen der Hodenanlage aus der NR. I (Fig. 40, *G. Str.*) den Genitalsträngen der ♂-Larven aus der NR. IIa (Fig. 42). Nur sind die ersteren mächtiger entwickelt, vollständig in ein Keimgewebe umgewandelt und mit dem Keimepithel der Anlage verschmolzen, während die letzteren weniger beträchtlich und teilweise in Umbildung begriffen sind und ihre Selbständigkeit dabei bewahren. Die Genitalräume der Anlage bei der Larve aus der NR. I entsprechen zweifellos dem bei dem Tiere aus der NR. IIa ungeteilten primären Genitalraum des Organs. Erinnern wir uns an die Art der Ausbildung der Hodenanlage in den beiden Reihen, so sehen wir, daß in der NR. II (Fig. 43) ein ausgebildeter primärer Genitalraum schon beim Beginn des Einwachsens von Genitalsträngen vorhanden ist. In der NR. I (Fig. 15, 17) wachsen die Genitalstränge dagegen in ein kompaktes Organ ein, und nur nachträglich entstehen getrennte Genitalräume (mit Gallertgewebe ausgefüllt) bei Wachstum der Keimanlage. Auf diese Weise beherrschen in den Hoden der Tiere aus der NR. I die Genitalstränge, bei denen aus der NR. IIa dagegen der primäre Genitalraum das histologische Bild.

Was die Weibchen aus den beiden Reihen anbelangt, so gleichen ihre Keimanlagen denen der gleich großen Männchen aus der NR. IIa insofern, als auch sie einen weiten einheitlichen primären Genitalraum besitzen, in welchem die Genitalstränge frei hängen. Ein wichtiger und, wie ich es weiter ausführen werde, prinzipieller Unterschied besteht darin, daß bei den Weibchen die Genitalstränge keine Keimzellen bilden.

Larve 23/12 [3/2] mm lang, 43 Tage alt. Das Photogramm der Fig. 94 demonstriert uns auf einem Längsschnitt die Struktur der Hodenanlage. Der mit Gallertgewebe ausgefüllte primäre Genitalraum hat noch eine beträchtliche Ausdehnung. Das Keimgewebe ist am First der Keimanlage angesammelt und ist von da in Form von einzelnen Strängen (Genitalstränge) zum Hilus durch den primären Genitalraum zu verfolgen. Zwei kleine Genitalstränge in dem langen epigonalen Abschnitt der Anlage sind auf dem Photogramm sehr klar wahrzunehmen. Die Durchmusterung der ganzen Längsschnittserie überzeugt uns, daß im ganzen 6 Genitalstränge in dem gonalen und epigonalen Abschnitten vorhanden sind.

Larve 30/16 [3/2] mm lang, 49 Tage alt. Die Struktur der Hodenanlage hat sich im Vergleich mit dem soeben besprochenen Tiere nur wenig verändert. Die Fig. 44 stellt einen Querschnitt im Bereiche eines Genitalstranges dar. Am Hilus sieht man noch eine Ansammlung von indifferentem Gewebe, das wohl dem soeben eingewanderten Teil des Geschlechtsstranges entspricht. Die Keimgewebsmasse hat sich scharf von dem Peritonealepithel abgegrenzt und fängt an, sich zu zerteilen. Das Gallertgewebe der früheren Stadien ist zu einem faserigen Bindegewebe geworden, das alle Zwischenräume ausfüllt.

Das Entwicklungsstadium des Hodens von den zwei letztbesprochenen Larven entspricht ungefähr demjenigen in der NR. I, das auf der Fig. 18 abgebildet ist. Der Unterschied besteht nun darin, daß in der NR. IIa beträchtliche Reste des primären Genitalraumes bestehen bleiben, während in der NR. I diese Reste nur ganz unbedeutend erscheinen.

In toto sind die Keimanlagen unseres 30 mm großen Tieres auf Fig. 120 abgebildet. In den hinteren Teilen dieser Anlagen sind die Anhäufungen des Keimgewebes deutlich zu sehen, welche den Genitalsträngen entsprechen. Ovarien von einer gleich großen weiblichen Larve sind zum Vergleich auf der Fig. 117 dargestellt.

Durch Vermehrung des Keimgewebes wird auch in der NR. IIa der primäre Genitalraum bald zum Verschwinden gebracht. Indem die Zerteilung des Keimgewebes weitere Fortschritte macht, kommt es zur Bildung von Hodenampullen, die eine Zeitlang einen gut entwickelten zentralen Hohlraum haben. Dann ist die

Hodenanlage der NR. IIa nicht mehr von den entsprechenden Stadien der Anlage der NR. I zu unterscheiden, und die weitere Entwicklung geht in den beiden Reihen ganz ähnlich vor sich.

Normalreihe IIb.

Die Entwicklung des Hodens in dieser Reihe ist im großen und ganzen derjenigen der NR. IIa identisch. Sie ist nämlich auch durch das Auftreten eines weiten primären Genitalraumes und durch gut individualisierte, lange Zeit bestehende Genitalstränge charakterisiert. Aber das Stadium dicht vor der Metamorphose, auf welchem die schon angelegten Hodenampullen ausgehöhlt werden, fällt vielfach dadurch auf, daß die Ampullenhohlräume besonders stark entwickelt sind. In manchen Fällen ist außerdem eine gewisse Tendenz zur Anordnung der sonst mehr peripher liegenden Ampullen in eine Reihe längs der Achse der Anlage nicht zu verkennen. Diese Tatsachen veranlaßten mich, möglichst viele frühere Stadien in derselben Reihe zu untersuchen. Dabei bin ich auf einen höchst merkwürdigen Prozeß gestoßen.

Die Figuren 50, 49 und 51 stellen Teile von Längsschnitten durch Genitalanlagen dar. Die Fig. 50 bezieht sich auf eine 27/13 [3/2] mm lange, 38 Tage alte Larve. Wir sehen die für junge Ovarien gewöhnliche Struktur, d. h. ein gut entwickeltes Keimepithel und ausgehöhlte sterile Genitalstränge. Und doch, vergleichen wir das Präparat mit demjenigen, das eine Ovarialanlage einer ebenso großen Kaulquappe aus der NR. I (Fig. 88) veranschaulicht, so bemerken wir einen gewissen Unterschied. Während nämlich in dem letzteren Fall die Wand der Genitalbläschen von einem einschichtigen Endothel gebildet erscheint, ist sie bei unserer Larve aus der NR. IIb teilweise sehr verdickt und besteht aus einer Masse von indifferentem embryonalen Zellmaterial, das zweifellos durch einen Wucherungsprozeß des zuerst einschichtigen Endothels entstanden ist. Die Genitalzellen des Keimepithels sind noch als Ovogonien zu bezeichnen.

Larve 36/18 [7/2] mm lang, 43 Tage alt (Totalansicht der linken Genitalanlage, Fig. 118). Eine Längsschnittserie durch die linke Keimdrüse dieses Individuums ist in hohem Maße interessant. Auf den ersten Blick glaubt man ein typisches junges Ovar vor sich zu haben, da das weibliche Keimepithel und die 6 Genitalbläschen mit gut entwickelten sekundären Genitalhöhlen vorhanden sind. Das genauere Durchmustern der Serie überzeugt uns aber bald, daß die vorderen und hinteren Genitalblasen der Anlage ziemlich verschieden aussehen. Die vorderste Genitalblase hat eine dünne Endothelwand und ein weites Lumen, kurz, unterscheidet sich keineswegs von entsprechenden Gebilden desselben Stadiums in typischen Ovarien. Schon die nächste Genitalblase bietet ein anderes Bild. Ihre Wand ist in einem Wucherungsprozeß begriffen. Sie sieht genau so

aus, wie wir es bei dem vorher besprochenen Individuum derselben Reihe (27 mm Länge, Fig. 50) kennen gelernt haben. Die zwei nächsten Genitalblasen gleichen der zweiten, nur ist der Wucherungsprozeß ein vorgeschrittener, infolgedessen die Blasenwände dicker und die Lumina kleiner. In der vorletzten (5.) Genitalblase ist ein neuer Vorgang wahrzunehmen (Fig. 49). In der verdickten Blasenwand sehen wir teilweise ausgebildete (*a*), teilweise in Bildung begriffene (links bei *b*) Keimzellen: die kleinen indifferenten Elemente der Blasenwand werden allmählich zu germinativen Elementen. Die hinterste (6.) Genitalblase zeigt uns die letzten Schritte desselben Vorganges. Ihre Wand ist äußerst dick und besteht größtenteils aus Keimelementen.

Betrachten wir jetzt das Keimepithel, welches die äußere Wand der ganzen Geschlechtsanlage bildet. Da treffen wir in Nester gruppierte Keimzellen, die sich in verschiedenen Phasen der Wachstumsperiode befinden (Fig. 49). Es kann kein Zweifel bestehen, daß wir ein typisches weibliches Keimepithel vor uns haben.

Der Charakter dieses Keimepithels und das Vorhandensein von gut entwickelten Genitalblasen beweist uns unzweideutig, daß wir es mit einem weiblichen Individuum zu tun haben. Andererseits ist die Bildung von Keimelementen in der Wand der Genitalblasen, welche ein Derivat der Genitalstränge sind, ein Merkmal, das gerade für das männliche Geschlecht charakteristisch ist. Und wir würden vor einem Rätsel stehen, hätten wir nicht andere Individuen, deren Keimdrüsen uns einen Schlüssel zum Verständnis der Sachlage in diesem seltsamen Fall geben.

Larve 33/17 [5/2] mm lang, 47 Tage alt. Die Textfig. 8, welche einen Längsschnitt durch die Keimanlage des Tieres darstellt, hilft uns, ihre Struktur zu überblicken. Das periphere Keimepithel ist verhältnismäßig schwach entwickelt. Die Hauptmasse des Keimgewebes liegt im Innern der Anlage in Form von 6 hintereinander angeordneten Anhäufungen, in denen zentrale Hohlräume wahrzunehmen sind. Die germinativen Elemente dieser Keimgewebsanhäufungen befinden sich noch auf einem Spermatogonienstadium. Wir haben es zweifellos mit einem Männchen zu tun, das allerdings insofern etwas sonderbar erscheint, als seine Hodenampullen und deren Hohlräume ungewöhnlich groß und in der geringen Zahl von 6 serial angeordnet sind. Bei genauerer Betrachtung mit einer stärkeren Vergrößerung (Fig. 51, Teil eines Längsschnittes) können aber einige weitere Bedenken entstehen. Wie wir gesehen haben, besteht die äußere Wand der Hodenanlage bei Tieren von ungefähr entsprechender Größe (Fig. 18, 44, 23) aus den Normalreihen I und IIa aus einem einschichtigen Peritonealüberzuge, in welchem nur hie und da einzelne Spermatogonien zu treffen sind. Bei unserer jetzt in Betracht kommenden Kaulquappe finden wir dagegen fast überall unter dem Peritoneum kleine Inseln von Keimepithel. Dieses ist zwar haupt-

sächlich aus Keimzellen zusammengesetzt, welche sich in der Vermehrungsperiode befinden, stellenweise sind aber einzelne Auxocyten zu treffen. Da wir schon wissen, daß die männlichen Keimzellen in den ersten Lebensjahren die Stufe einer Spermatogonie nicht überschreiten, und daß dieselben gerade bei dem Weibchen sehr früh zu Auxocyten werden, müssen wir das obige Keimepithel als weiblich bezeichnen. So stoßen wir auch bei diesem Individuum auf gewisse Widersprüche bei der Bestimmung seines Geschlechtes. Seine Genitaldrüse, welche auf den ersten Blick als ein Hoden erscheint, hat dabei einige Merkmale des anderen Geschlechtes.

Ein Vergleich der Figuren 49 und 51 erklärt uns alle Besonderheiten in der Struktur des Hodens unserer Larve. Wenn wir uns vorstellen, daß der Prozeß der Keimzellenbildung in den Genitalblasen des ursprünglich unzweifelhaft weiblichen Individuums der Fig. 49 weiter gegangen ist und das periphere Keimepithel, welches Auxocyten führte, sich dagegen zurückgebildet hat, bekommen wir die auf der Fig. 51 veranschaulichte Sachlage. Und es ist kaum zu zweifeln, daß der Hoden des zuletzt besprochenen Tieres ein ehemaliges Ovar darstellt. Von diesem Standpunkt werden auf einmal alle Besonderheiten dieses Hodens verständlich. Seine 6 großen, in einer Reihe angeordneten Ampullen sind umgewandelte Genitalblasen. Das schwach entwickelte, aber doch vorhandene periphere Keimepithel stellt die Reste eines viel mächtigeren weiblichen Keimgewebes dar. Die Auxocyten, welche in dem letzteren hie und da zu finden sind, sind als letzte Vertreter der verschwundenen weiblichen Keimelemente aufzufassen.

Wir wissen schon, daß während der Hodenentwicklung in den Normalreihen I und IIa ganz regelmäßig ein Stadium auftritt, wo die Hodenampullen einen zentralen Hohlraum ausbilden, und daß diese Hohlräume nur vorübergehend bestehen bleiben. Ich glaube, daß der soeben besprochene Fall von Hodenentwicklung ein Licht auf die Bedeutung dieser Vorgänge wirft.

Man findet nämlich bei einigen Männchen von der entsprechenden Größe aus derselben Kultur Hoden, die den Uebergang zu denjenigen männlichen Geschlechtsanlagen vermitteln, die ich als typisch für die Normalreihen I und IIa beschrieben habe. Bald sieht man deutlich eine seriale Anordnung von 6 großen Ampullen, deren vordere beträchtliche Hohlräume führen, die hinteren kleinere (Textfig. 7). Bald kommen kleinere akzessorische Ampullen hinzu (Textfig. 8). Dann geht wieder die seriale Anordnung in dem hinteren Teile der Geschlechtsdrüse verloren, indem da mehrere kleine Ampullen mit winzigen Hohlräumen scheinbar regellos zerstreut sind (Textfig. 9). Endlich haben wir Fälle, in welchen nur kleinere Ampullen in dem ganzen Hoden durcheinander liegen. (Textfig. 10).

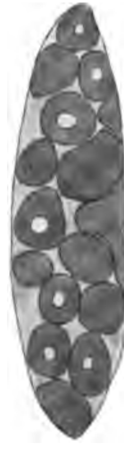
Im ersten Fall, wo die Anordnung in einer Reihe von 6 großen Ampullen vorliegt (Textfig. 7), würde man zuerst geneigt sein, den Hoden als ein umgewandeltes Ovar aufzufassen, etwa wie denjenigen der Textfig. 6. Man findet aber in den Ampullenhöhlen zerfallene Spermatogonien, welche beweisen, daß diese Hohlräume sekundär in den soliden Genitalsträngen entstanden sind. Und nichtsdestoweniger sind diese Höhlen zweifellos als denen der Genitalblasen homolog zu bezeichnen, da sich, wenn sie schon gebildet sind, die entsprechenden „Ampullen" in nichts von denen unterscheiden, die in dem oben behandelten Fall durch Umwandlung von regelrechten Genitalblasen einer Ovarialanlage entstanden sind. Da wir aber alle Uebergänge von einer richtigen Serialanordnung von 6 großen Ampullen zu einem Zustande finden, wo eine größere Zahl kleinerer Ampullen regellos liegen, dürfen wir mit Recht diese letztere Hodenstruktur von der ersteren phylogenetisch ableiten.


Fig. 6.


Fig. 7.


Fig. 8.


Fig. 9.


Fig. 10.

Wir haben gesehen, daß die Ampullenhohlräume, die regelmäßig vor der Metamorphose in der Hodenanlage auftreten, bei den ausmetamorphosierten Tieren spurlos verschwinden. Da sie dabei keine denkbare physiologische Bedeutung für den Organismus zu haben scheinen, sind sie in die Kategorie von rudimentären Anlagen einzureihen. Die Möglichkeit, dieselben von den großen Höhlen der Genitalstränge (sekundären Genitalräumen) abzuleiten, gibt uns eine plausible Erklärung für ihr vorübergehendes Vorhandensein. Sie scheinen die phylogenetische Reminiszenz an einen dauernden Zustand zu sein, wo der Bau des Hodens viel ähnlicher demjenigen des Ovars war, indem auch die männliche Keimdrüse eine Reihe von 6 Genital-

blasen besaß, die allerdings eine dicke Wand hatten, welche aus Keimgewebe bestand.

Zusammenfassung des Entwicklungsganges in den Normalreihen II a und II b. Die Entwicklung der weiblichen Keimdrüse geht genau so, wie in der Normalreihe I. Die Entwicklung des Hodens in diesen zwei Reihen unterscheidet sich dagegen durch die viel bedeutendere Ausbildung des primären Genitalraumes, als in der NR. I, und durch sein längeres Bestehen, sowie durch die damit bedingte Selbständigkeit der Genitalstränge. Die Ausbildung des primären Genitalraumes kann also nicht mehr, wie in der NR. I, als ein früheres Merkmal des weiblichen Geschlechtes gelten. Das Geschlecht ist auf den frühesten Stadien (14—16 mm Länge) dadurch zu unterscheiden, daß die Genitalstränge bei dem Männchen anfangen, Keimzellen zu produzieren, bei dem Weibchen dagegen steril bleiben.

Die Hoden der NR. II b, die zuerst eine ganz ähnliche Entwicklung haben, wie diejenigen der NR. II a, unterscheiden sich vor der Metamorphose dadurch von den letzteren, daß ihre Ampullen vielfach eine seriale Anordnung zeigen. Diese ist dadurch zu erklären, daß die Genitalstränge in diesen Fällen besonders lange ihre Autonomie behalten und teilweise in toto zu Ampullen werden.

In derselben Reihe sind Fälle von unzweifelhafter Umwandlung einer typischen Ovarialanlage zu einer Hodenanlage zu konstatieren, wobei das männliche Keimgewebe aus den gewucherten Genitalblasenwänden entsteht, und das weibliche periphere Keimepithel verschwindet.

Spätbefruchtungstypus.

1. Periode: Von der ersten Bildung der Genitalanlage bis zum Beginn des Einwachsens der Genitalstränge.

Larve 6/3,5 mm lang, 14 Tage alt. Betrachten wir die Querschnitte durch die Region dieses Individuums, die derjenigen der älteren Tiere aus derselben Entwicklungsreihe entspricht, wo die Keimanlage zuerst erscheint, so haben wir in der Axialgegend das folgende Bild (Fig. 7). Die Peripherie des Entoderms (Dottersack) ist deutlich konturiert und durch einen Spaltraum von der mesodermalen Schicht getrennt. Die tiefer liegenden großen, blassen Kerne sind weit voneinander gerückt und haben meistens eine gelappte Form. An der Peripherie sind die Kerne viel zahlreicher und etwas abgerundet: damit ist die Bildung der Darmwand angedeutet. Die beiden Seitenplatten sind fast in ihrer ganzen Höhe durch die schon ziemlich weiten Cölomhöhlen in das dünne parietale und dickere viscerale Blatt gespaltet. Auf der rechten (linken auf der Figur) Seite ist die Leibeshöhlenspalte weiter und höher als auf der linken. Diese

asymmetrische Ausbildung der beiderseitigen Leibeshöhlen beeinflußt auch die Form des axialen Firstes des Dottersackes, der etwas nach rechts (auf der Figur nach links) gebeugt ist. Die axialen Teile der Seitenplatten, die miteinander auf der Medianlinie über der dorsalen Dottersackleiste schon in Verbindung stehen, sind ungespalten geblieben. Während in der gespaltenen Region der Seitenplatten die Dotterplättchen zu dieser Zeit nur in verhältnismäßig geringer Menge vorhanden sind, bleiben die ungespaltenen axialen Abschnitte des Mesoderms sehr dotterreich. Sonst ist aber kein Unterschied zwischen den Zellelementen der gespaltenen und ungespaltenen Abteilungen der Seitenplatten zu notieren. Die letzteren wie die ersteren führen genau dieselben kleinen (im Vergleich zu den Dotterzellen), stark färbbaren und dichtgedrängten Kerne.

Der auf dem Querschnitte dreieckige Raum, dessen Winkel der Aorta und den beiden Kardinalvenen entsprechen, ist durch das lockere Axialmesenchym ausgefüllt.

Larve 7,5/4 mm lang, 13 Tage alt. Vergleichen wir die Verhältnisse in der Axialregion bei diesem Tiere mit denjenigen des vorhergehenden, so können wir folgende Veränderungen konstatieren (Fig. 8). Die beiderseitigen Kardinalvenen sowie die medialen Abschnitte der beiden Cölomspalten sind medianwärts gerückt. Das Gewebsmaterial der ungespaltenen axialen Teile der Seitenplatten des vorhergehenden Stadiums ist wieder zu finden. Aus demselben haben sich gebildet: 1) das Mesenterium, welches jetzt als eine schräg gestellte Lamelle erscheint, und 2) eine axiale Ansammlung von kleinkernigem Zellmaterial, die im Querschnitt die Form eines Rhombus hat. Die Seiten dieses Rhombus sind von den unteren Wänden der Venae cardinales und den parietalen Wänden der Leibeshöhlen gebildet. An dessen oberer Spitze geht das kompakte Gewebe des Gebildes in das lockere Axialmesenchym über.

Die topographischen Verhältnisse entsprechen im großen und ganzen denen, die auf der Fig. 5 für die Normalreihe dargestellt sind, abgesehen davon, daß die beiden Kardinalvenen in dem letzteren Fall noch etwas weiter auseinander liegen. Vergleichen wir aber die Strukturen der axialen Gewebsmassen, die in den beiden Fällen den Raum ausfüllen, welcher von den unteren Wänden der Kardinalvenen und den parietalen Wänden der Cölomhöhlen begrenzt ist, so finden wir einen gewaltigen Unterschied. Bei dem Normaltier (Fig. 5) treffen wir in den beiden Winkeln, die von der Vena cardinalis und von der Cölomplatte derselben Seite gebildet sind, je ein Nest von sehr großen, scharf abgegrenzten Zellen. Wie wir gesehen haben, sind es direkte Abkömmlinge von Zellen, die auf früheren Stadien von dem Dottersack abgetrennt und verlagert worden sind, und welche wir als Urkeimzellen auffassen. Sonst ist der in Betracht kommende Raum mit lockerem Mesenchym ausgefüllt. Bei dem Spätbefruchtungstier (Fig. 8) ist an den ent-

sprechenden Stellen keine Spur von Urkeimzellen vorhanden. Der oben besprochene rhombische Raum ist mit einem gleichmäßigen kompakten mesodermalen Zellmaterial ausgefüllt.

Schon jetzt müssen wir den großen Unterschied in der Ausbildung der Axialgegend in der NR. einerseits und in der SpR. andererseits betonen. Im ersten Fall wird bei der Vereinigung der beiden Seitenplatten auf der Medianlinie eine Dotterleiste dorsal von dem Dottersack abgetrennt, deren Elemente die Vorfahren der primären Gonocyten liefern. Im zweiten Fall ist nichts von einem ähnlichen Vorgang wahrzunehmen; die Seitenplatten vereinigen sich über dem dorsalen Firste des Dottersacks, ohne mit dem letzteren in irgendwelche Beziehungen zu treten. Es werden infolgedessen auch keine Dotterzellen abgetrennt. Andererseits sind die ungespaltenen Abschnitte der Seitenplatten in der Spätbefruchtungsreihe viel beträchtlicher als in der Normalreihe. Sie liefern das Material nicht nur für das Mesenterium, sondern auch für das axiale Gebilde, das den rhombischen Raum zwischen den Venae cardinales und den Cölomhöhlen einnimmt.

Kaulquappe 8/4 mm lang, 17 Tage alt (Fig. 9). Die beiden schlitzförmigen Kardinalvenen haben sich zu der unpaaren Vena cava posterior vereinigt. Dieselbe hat sich sehr stark in der dorsoventralen Richtung ausgedehnt und einen abgerundeten Querschnitt bekommen. Dabei wurde die im Querschnitt rhombische Ansammlung von Mesodermalgewebe durch den von oben nach unten ausgeübten Druck auseinandergerückt und hat sich an der Wand der Hohlvene rechts und links von der Radix mesenterii in Form von zwei Wülsten angehäuft, die in die Cölomhöhlen einragen und durch einen schmalen medianen Streifen von demselben Gewebe miteinander verbunden sind, in welchem aber die Dotterplättchen fast vollständig fehlen. Der rechte Wulst (auf der Figur der linke) ist viel bedeutender als derjenige der anderen Seite, entsprechend dem geringen Widerstand, den er bei seiner Entstehung in der bedeutend weiteren rechten Leibeshöhle gefunden hat. Die zwei Wülste, die ich von jetzt an Genitalwülste nennen werde, bestehen aus demselben kleinkernigen dotterreichen Zellmaterial, wie die axiale Mesodermalgewebsanhäufung, von welcher sie stammen. Das Mesenterium hat sich nicht verlängert (in dem abgebildeten Querschnitt ist es besonders kurz) und ist ziemlich dick geblieben. Das axiale Mesenchym der vorhergehenden Stadien ist zu dem nephrogenen Gewebe geworden.

Ziehen wir in Betracht die zwei Merkmale — die soeben vollzogene Vereinigung der Venae cardinales und die Ausbildung des nephrogenen Gewebes — so entspricht das auf der Fig. 9 dargestellte Stadium der Entwicklung der Axialorgane demjenigen aus der Normalreihe, das die Fig. 6 veranschaulicht. Topographisch entsprechen die zwei Genitalwülste der Fig. 9 vollkommen denen der

Fig. 6. Die Beschaffenheit derselben ist aber in den beiden Fällen höchst verschieden. Bei dem Normaltier bestehen sie hauptsächlich aus großen Zellen, die scharf konturiert sind und große, blasse Kerne führen. Bei den Spätbefruchtungslarven sehen wir eine Gewebsmasse ohne sichtbare Zellgrenzen, in welcher kleine, stark färbbare Kerne zerstreut liegen. Der Umfang der Anlagen, besonders der linken (rechten auf der Figur) ist in dem letzteren Fall viel kleiner als im ersteren. Das Mesenterium ist bei dem Normaltier bereits auf einem viel späteren Stadium der Entwicklung.

Larve 10/5,5 mm lang, 24 Tage alt (Fig. 10). Der rechte (linke auf der Figur) Genitalwulst ist auf diesem Stadium schmäler und höher geworden und erscheint mehr von der Venenwand abgesetzt zu sein, indem dieselbe sich medial- und lateralwärts von der Insertionsstelle des Wulstes ganz beträchtlich verdünnt hat. Der Dotter ist in der rechten (auf der Figur linken) Keimanlage größtenteils resorbiert worden. Die linke (rechte auf der Figur) Anlage ist auch höher als diejenige des vorhergehenden Stadiums geworden, steht aber in der Entwicklung im Vergleich mit der rechten (auf der Figur linken) etwas zurück. Das Mesenterium hat sich verlängert und weiter ausgebildet. Auf dem Schnitte der Fig. 10 ist gerade eine Stelle getroffen, wo die beiden Peritoneallamellen des Mesenteriums auseinandergehen und einen Lymphraum umgrenzen.

Larve 11/5,8 mm lang, 24 Tage alt. Auf der Fig. 12 ist ein Querschnitt durch die rechte Genitalanlage des Tieres dargestellt. Der Dotter ist vollständig resorbiert worden und die Zellelemente der Anlage haben sich zu einer dünnen Lamelle angeordnet, die aus zwei Schichten von kubischem Epithel besteht, welche medial und lateral in den Peritonealüberzug der Hohlvene übergehen.

Wollen wir für dieses Entwicklungsstadium der Keimanlage ein entsprechendes in der Normalreihe finden, so wird es zweifellos dasjenige sein, das auf der Fig. 11 dargestellt ist und sich auf eine $8^1/_2$ mm lange Larve bezieht. In der Tat, in den beiden Fällen ist von der Anlage die Stufe eines scharf von der Umgebung abgesetzten Gebildes erreicht. Vergleichen wir aber die Größe, Gestalt und Struktur dieser zwei Gebilde, so sind wir zuerst im Zweifel, ob es sich wirklich um gleiche Anlagen handle. In einem Fall (NR. Fig. 11) finden wir ein beträchtliches wurstförmiges Organ, das mittels eines Mesogoniums an der Venenwand angehängt ist, im anderen Fall (SpR. Fig. 12) eine dünne Lamelle, die einfach als eine Duplikatur des Peritonealüberzugs erscheint. Bei der Normallarve fallen die großen, teilweise noch mit Dotterplättchen versehenen Gonocyten mit großen, blaßgefärbten Kernen auf. Bei dem Spätbefruchtungstier ist keine Spur von diesen Elementen zu sehen. Nichtsdestoweniger liegt, wie wir es bald sehen werden, bei diesem letzteren eine regelrechte Keimanlage vor.

Bei der Darstellung der ersten Entwicklungsstadien der Keimanlage in der Spätbefruchtungsreihe wurden die Vorgänge von mir insofern etwas schematisiert, als ich angenommen hatte, daß das betreffende Organ auf der ganzen Länge immer gleich gebaut sei. Nachträglich muß ich bemerken, daß es fast nie der Fall ist. So finden wir bei dem $7^1/_2$ mm langen Tiere in dem hinteren Abschnitte des letzten Drittels des Rumpfes noch die für unsere $6^1/_2$ mm lange Larve charakteristischen Zustände. Bei der 8 mm langen Larve finden wir im vorderen Abschnitte der Keimregion, wo die Verschmelzung der beiden Kardinalvenen noch im Gange ist, alle Uebergänge zwischen den beiden Stadien, die auf den Figuren 8 und 9 dargestellt sind. Bei dem 10 mm langen Tier, auf welches sich die Fig. 10 bezieht, finden wir an einer Stelle der rechten Keimanlage einen Zustand, der demjenigen entspricht, welchen die Fig. 12 für eine 11 mm lange Kaulquappe veranschaulicht. Bei der letzteren finden wir endlich einen Abschnitt, wo die Verhältnisse herrschen, die auf dem nächsten Stadium (Fig. 47) auftreten. Dieses Ineinandergreifen von verschiedenen Stadien, sowie die leichten Unterschiede in dem Entwicklungsgrad, die auf den beiden Seiten immer vorhanden sind, erleichtern in hohem Maß das richtige Seriieren der Bilder.

Die Tabelle IV belehrt uns über die Lage der Genitalregion sowie deren Ausdehnung während der bis jetzt besprochenen Entwicklungsperiode. Ein besonderes Interesse beanspruchen die Spalten 7 und 10. Indem wir deren Zahlen bei a mit denen bei b und c vergleichen, überzeugen wir uns, daß sowohl die absolute wie auch die relative Ausdehnung des rhombischen Axialgebildes viel größer ist als die der sich aus demselben entwickelnden Genitalanlagen. Ein großer Teil dieses Axialgebildes geht zweifellos verloren, indem das entsprechende Zellmaterial unter Dotterresorption und Abplatten der Elemente bei dem definitiven Ausbau der unteren Wand der Vena cava posterior verwendet wird.

2. Periode: Einwachsen der Genitalstränge.

Die Figuren 47 und 48 beziehen sich auf zwei verschiedene Stellen derselben Keimanlage einer 13/7 mm langen, 28 Tage alten Larve und veranschaulichen zwei Phasen des Vorganges des Einwachsens der Genitalstränge. Auf der Fig. 47 sehen wir, daß zwischen den beiden Lamellen der Genitalfalte sich ein Zapfen einkeilt, der aus einer Reihe von Zellen besteht und in einem ununterbrochenen Zusammenhang mit dem nephrogenen Gewebe des WOLFFschen Körpers steht. Dieser Zusammenhang sowie die Orientierung der abgeplatteten Kerne des Zapfens, die auf einen Druck in der Richtung der langen Achse des letzteren schließen läßt, beweisen ganz unzweideutig, daß es sich um das Einwachsen von Zellmaterial des nephrogenen Gewebes in die Keimanlage handle.

Der Genitalstrang ist in der Anlage selbst auf das schärfste von dem umgebenden kubischen Epithel abgegrenzt.

Auf dem Querschnitte der Fig. 48 ist ein anderer, viel mächtigerer Genitalstrang getroffen, der ebensogut abgegrenzt erscheint. Auf den Nachbarschnitten kann man sich überzeugen, daß er in Zusammenhang mit dem nephrogenen Gewebe steht. Die Keimanlage hat an dieser Stelle einen verhältnismäßig bedeutenden Umfang. Dadurch, daß ihr Insertionsteil viel schmäler bleibt, kommt es zur Bildung der Anlage des Mesogoniums.

Es liegen die Genitalstränge auf diesem Stadium so dicht nebeneinander, daß es mir nicht möglich war, die Zahl derselben mit Sicherheit festzustellen. Auch jetzt ist nirgends in den Keimanlagen eine Spur von Gonocyten zu finden.

Die Totalansicht der Keimanlagen eines etwas kleineren Tieres, deren innere Struktur aber den soeben geschilderten Verhältnissen entspricht, ist auf der Fig. 121 zu sehen.

Larve 16/8 mm lang, 40 Tage alt. Dadurch, daß der Umfang der Genitalanlage sich bedeutend vergrößert hat, ist in derselben ein Hohlraum entstanden (primärer Genitalraum), welcher mit lockerem Gallertgewebe ausgefüllt und stellenweise durch die Genitalstränge stark eingeengt ist. Auf unserer Fig. 45 ist ein Querschnitt zu sehen, wo ein Genitalstrang nur teilweise getroffen wurde. Wir sehen in demselben eine größere Zelle mit einem beträchtlichen blassen Kern, in dem kein Gerüst mehr zu sehen ist. Nur ein Nucleolus ist im Kerne vorhanden. Bei der Durchmusterung der ganzen Schnittserie finden wir in den Genitalsträngen noch ein paar ähnliche Zellen. Das Studium der späteren Stadien läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich um Keimzellen handle, die sich schon auf diesem Stadium in den Genitalsträngen gebildet haben und sogleich einem Degenerationsprozeß anheimgefallen sind.

Die Keimanlagen einer 17/9 mm langen, 45 Tage alten Kaulquappe sind in toto auf der Fig. 122 dargestellt. Die Genitalleisten sehen rosenkranzförmig aus, wobei die Verdickungen (6 in der linken Anlage) den Genitalsträngen entsprechen.

Larve 18/9 mm lang, 40 Tage alt. Auf dem Querschnitt der Fig. 46 ist eine Gruppe von normalen Keimzellen an der Peripherie eines Genitalstranges getroffen. Da diese Elemente vorläufig noch äußerst selten zu finden sind, ist ihre Entstehung schwer zu verfolgen. Es ist aber kaum zu zweifeln, daß auch hier, wie in so vielen anderen Fällen, eine Umwandlung der kleinen indifferenten Zellen der Genitalstränge in Spermatogonien stattfindet. Da diese letzteren meistens Zeichen von Degeneration zeigen und auf späteren Stadien entweder vollkommen fehlen, oder nur ganz vereinzelt und dabei in pathologischem Zu-

stande auftreten, sind sie mit Sicherheit als Bildungen von sehr kurzer Existenzdauer aufzufassen.

Wir sehen auf den zwei letzteren Figuren (45 und 46), wie die Elemente des Peritonealüberzugs der Genitalanlage sich abgeplattet haben.

Einen Begriff von der Struktur der Keimanlagen auf den nächsten Stadien können uns die drei Photogramme Fig. 96, 97 und 98 geben, die alle von Längsschnitten aufgenommen worden sind.

Auf der Fig. 96 (Larve 21/10 mm lang, 36 Tage alt, Spuren von Hinterbeinanlagen) sehen wir eine verhältnismäßig kleine Anlage, mit zwei beträchtlichen Genitalsträngen. Ein freier, mit Gallertgewebe ausgefüllter Raum ist zwischen den beiden Genitalsträngen sowie am Hinterende des Gebildes zu sehen.

Die Fig. 98 (Larve 26/12 [4/2] mm lang, 44 Tage alt) stellt eine etwas weiter ausgebildete Anlage dar. Zwei mächtige Genitalstränge sind auch da zu treffen, die in dem primären Genitalraum frei hängen.

Besonders interessant ist das Bild, das wir auf der Fig. 97 finden (Kaulquappe 24/11 [1/2] mm lang, 48 Tage alt, linke Keimanlage). Da ist der primäre Genitalraum viel weiter als bei den zwei soeben besprochenen Larven. Dafür sind die Genitalstränge schwächer. Sie sind in der Zahl 6 vorhanden, was, wie wir oben gesehen haben, für alle Weibchen der Normalreihen und für die Männchen der NR. IIa und NR. IIb typisch ist.

Die Totalansicht der Keimanlagen desselben Tieres ist auf der Fig. 123 zu sehen. Dieselben behalten ihre Rosenkranzform, wobei links 6 Anschwellungen (Genitalstränge), rechts nur 5 vorhanden sind.

Larve 31/14 [4/2] mm lang, 48 Tage alt (Fig. 53, Totalansicht Fig. 124). Der Umfang der Genitalstränge hat auf diesem Stadium bedeutend zugenommen, von allen Seiten berühren sie den Peritonealüberzug der Anlage. Mit ihren distalen Abschnitten fangen sie nun an, miteinander in Verbindung zu treten, so daß ein System von zusammenhängenden Strängen entsteht. Zwischen diesen sind mit lockerem Bindegewebe ausgefüllte Räume zu sehen, die den Rest des primären Genitalraumes darstellen. Am Hilus sind die Genitalstränge besser individualisiert und hängen vielfach mit dem nephrogenen Gewebe des Wolffschen Körpers zusammen. In diesem proximalen Abschnitte der Genitalstränge ist auf diesem Stadium die Bildung von Hohlräumen zu beobachten, welche von Zellelementen vollständig frei erscheinen. Diese Hohlräume entstehen durch Dehiszenz des Gewebes der Genitalstränge. Es kann aber dabei auch der Zerfall der anstoßenden Zellelemente eine gewisse Rolle spielen, da in Degeneration begriffene indifferente Zellen vielfach in der Wand dieser sekundären Genitalräume zu treffen sind. Im ganzen sind in dieser Keimanlage 6 Genitalstränge beim

Durchmustern der Schnittserie zu finden, von denen die hinteren viel weniger ausgebildet sind. Der sechste (hinterste) ist auf dem Querschnitte Fig. 52 abgebildet. Es ist ein Zustand, der an viel frühere Stadien der Entwicklung der Anlage erinnert (vergl. z. B. mit der Fig. 48). Wir sehen also, daß hier die Ausbildung der Genitalstränge in der Richtung von vorne nach hinten schreitet.

Auf diesem Stadium sind viele Variationen zu beobachten, die sich hauptsächlich in dem wechselnden quantitativen Verhältnis zwischen dem Genitalstranggewebe und dem Bindegewebe einerseits und dem Grade des gegenseitigen Durchwachsens andererseits zeigen. In manchen Fällen, wo das Bindegewebe besonders überwiegt, sind in seiner Masse nur zerstreute Inselchen von dem indifferenten Embryonalgewebe (aufgelöste Genitalstränge) zu sehen.

3. Periode: Bildung der Hodenampullen und der Spermatogonien in diesen.

Fröschchen 47/18 [45/2] mm lang, 5 Tage nach dem Durchbruch der vorderen Extremitäten. Schon auf dem vorhergehenden Stadium wurde der Prozeß der Einteilung der Genitalstränge eingeleitet, indem das Gewebe derselben und das Bindegewebe des primären Genitalraumes anfingen, sich gegenseitig zu durchwachsen. Jetzt (Fig. 54) finden wir, daß das Zellmaterial der ehemaligen Genitalstränge in einzelne Anhäufungen von kleinen indifferenten Elementen zerfallen ist. Die letzteren sind durch Züge eines faserigen Bindegewebes voneinander getrennt, welches durch Umwandlung des Gallertgewebes der früheren Stadien entstanden ist. Die Häufchen von indifferentem Gewebe, welche von den Genitalsträngen stammen, bilden die Anlagen der Hodenampullen, wovon wir uns bald überzeugen werden. Im Zentrum der Hodenanlage sind Reste des Gewebes der Genitalstränge zu sehen, welche unregelmäßige Massen bilden, die gegen das umgebende Bindegewebe nicht scharf abgegrenzt sind.

Schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 54) können wir einige interessante Einzelheiten in der Struktur der Ampullen wahrnehmen. So sehen wir bei *Kz* eine große Zelle, die gut abgegrenzt ist und eine Spermatogonie darstellt. Daneben (*Kz'*) ist eine in Bildung begriffene Keimzelle zu bemerken. In derselben Ampullenanlage tritt noch eine weitere auffallende Erscheinung ein. Das Plasma der kleinen indifferenten Zellen ist mit kleinen Vakuolen durchsetzt (Fixierung mit der ZENKERschen Flüssigkeit, Färbung mit Eisenhämatoxylin). In anderen Ampullen finden wir Elemente, die kleinere runde Kerne führen und bald einen sternförmigen, gleichmäßig dunkel gefärbten und scharf umgrenzten (*Nz'*), bald einen ovalen mit schwarzen Körnchen gefüllten Plasmakörper (*Nz*) haben.

Die näheren Verhältnisse der Ampullenstruktur auf diesem Stadium lassen sich erst bei stärkeren Vergrößerungen eruieren, und zwar bei einem vergleichenden Studium von Material, das einerseits mit der ZENKERschen Flüssigkeit, andererseits mit Osmiumgemischen fixiert ist. Auf der Fig. 55 (ZENKER, EH.), die eine kleine Ampulle im Querschnitt darstellt, sehen wir, daß der Kern einer der indifferenten Zellen sehr stark chromatisch erscheint. Es nimmt dabei nicht nur das Chromatin des Kerngerüstes zu, sondern auch das Karyoplasma scheint Chromatin in gelöstem Zustande aufzuspeichern. Zur selben Zeit treten im Plasma der benachbarten Zellen Vakuolen auf, welche, wie man sich an den Osmiumpräparaten überzeugen kann, mit einer fettartigen Substanz ausgefüllt sind. Dann treten, indem die Färbbarkeit des Kernes wieder stark abnimmt, im Plasma unserer Zelle Körnchen auf, die sich mit Eisenhämatoxylin stark tingieren und als ein Chromidium aufzufassen sind (Fig. 56). Der Kern rundet sich dann ab und ist auch sonst von denen der übrigen Ampullenzellen dadurch zu unterscheiden, daß sein Chromatin hauptsächlich an der Kernmembran sowie im Zentrum angesammelt ist. Das Plasma ist von demjenigen der Nachbarzellen gut abgegrenzt (Fig. 57). Das Chromidium ist bei der angewandten Färbung (Hämatoxylin DELAFIELD) nicht zu sehen. In diesem Zustande verläßt unsere Zelle die Peripherie der Ampulle und nimmt in derselben eine zentrale Stellung ein (Fig. 58). Wir sehen, daß ihr Plasma immer ein Chromidium enthält. Die Tröpfchen der fettartigen Substanz sind in denjenigen Teilen der indifferenten Zellen besonders zahlreich vorhanden, welche zum Zentrum der Ampulle gerichtet sind. Während die in Betracht kommende Zelle eine Zeitlang die Stellung in der Mitte der Ampulle behält, verschwindet allmählich ihr Chromidium (Fig. 54, bei *Nz'*, EH.-Färbung). Dabei bleibt doch die Färbbarkeit ihres Plasmas dem Eosin gegenüber viel größer, als die der indifferenten Zellen. Deswegen ist diese Zelle auch bei schwacher Vergrößerung auf Hämatoxylin-Eosinpräparaten leicht zu finden (Fig. 59). Ihr Zellleib erscheint dabei oft sternförmig, obgleich eine scharfe Abgrenzung desselben bei den von mir angewandten Fixier- und Färbemitteln nicht vorhanden ist. In einer Ampulle sind meistens mehrere (2—5) solche Zellen in verschiedenem Ausbildungsgrad zu finden.

Sobald die Spermatogonienbildung in den Ampullen beginnt, sind unsere Nährzellen wieder an der Peripherie derselben zu treffen (Fig. 60). Ihr Kern wird wieder länglich, sein Chromatinquantum nimmt ab, das Plasma färbt sich immer ziemlich tief, was hauptsächlich das Auffinden dieser Zellen erleichtert. Da sie in diesem Zustande sich nicht viel von den indifferenten Zellen unterscheiden, ist es höchstwahrscheinlich, daß sie sich wieder in die letzteren umwandeln. Wenigstens sind sie auf den späteren Stadien nicht mehr zu treffen, und trotz mühseligen Suchens konnte ich nie eine Andeutung einer Degeneration derselben finden.

Fröschchen 18/18 [45/2] mm lang, 15 Tage nach der Metamorphose. Auf einem Querschnitt durch den Hoden des Tieres (Fig. 61) finden wir die Ampullenanlagen des vorigen Stadiums in hohem Maße verändert. Die Nährzellen sowie die Fettvakuolen sind spurlos verschwunden. Dafür sind in den Ampullen Spermatogonien massenhaft aufgetreten. Es kann dabei kein Zweifel bestehen, daß dieselben durch Umwandlung von kleinen indifferenten Zellen entstehen. Dieser Umwandlungsprozeß ergreift zuerst den distalen Abschnitt des Hodens, so daß in der Nähe des Hilus noch Ampullen mit vereinzelten Genitalzellen vorhanden sind. Auf diesem Stadium, wo die Spermatogonienbildung ungeheuer intensiv vor sich geht, sind die Uebergangsformen zwischen den indifferenten Zellen und den Keimzellen fast in jeder Ampulle zu finden, wie es auch die Fig. 61 zur Genüge veranschaulicht.

Ein Längsschnitt durch den linken Hoden desselben Tieres überzeugt uns, daß noch auf dieser Entwicklungsstufe eine Einwanderung von indifferentem Zellmaterial aus dem WOLFFschen Körper in die Geschlechtsdrüse in Form eines mächtigen Stranges stattfindet.

Fröschchen 18/18 [45/2] mm lang, 60 Tage nach der Metamorphose (Fig. 62). Die Umwandlung von kleinen Ampullenzellen in die Spermatogonien ist weiter fortgeschritten, so daß die letzteren nunmehr den Hauptinhalt der Ampullen bilden. In diesem Moment ist ein Entwicklungsstadium erreicht, welches auch für die Normalreihe typisch ist, und von jetzt an sind die Hoden in den beiden Fällen (normale sowie Spätbefruchtungstiere) nicht mehr zu unterscheiden.

Wie wir gesehen haben, wird in der Normalreihe dieser längere Zeit (mindestens 2 Jahre) dauernde Zustand der Hodenampullen in einem bestimmten Moment der Körperentwicklung erreicht, nämlich während der Metamorphose. Im allgemeinen kann man sagen, daß dieses bei den Spätbefruchtungstieren mit einer Verspätung geschieht, aber der Grad derselben höchst verschieden sein kann. Die Tab. V kann als Illustration der in dieser Beziehung zustande kommenden Variationen dienen. So sehen wir z. B. einerseits, daß lange Zeit vor der Metamorphose (Spalte 6, bei a) ein Zustand erreicht sein kann, der bei manchen Tieren (in diesem Fall nur auf der linken Seite) $5^1/_2$ Monate nach der Metamorphose noch nicht erlangt ist (Spalte 6, bei n).

Die kleinen Ampullenhöhlen, die wir als vorübergehende Gebilde in der Normalreihe I kennen gelernt haben, treten in der Spätbefruchtungsreihe gar nicht auf. Diese Tatsache läßt sich dadurch erklären, daß wir das morphologische Aequivalent derselben in einer anderen, primitiveren Form zu Gesicht bekommen. Ich meine die sekundären Genitalräume, welche in dieser Entwicklungsreihe noch vor der Ampullenbildung in den proximalen Teilen der Genitalstränge entstehen.

Die Ausbildung der äußeren Form der Hoden während der Entstehung der Ampullen und der Spermatogonien in diesen veranschaulichen die Figuren 126—129.

Wir wollen jetzt die Hauptergebnisse der Entwicklungsgeschichte der Keimanlage in der Spätbefruchtungsreihe zusammenfassen.

1. Die erste unpaare Keimanlage bildet sich auf Kosten der medialen Ränder der beiden Seitenplatten, die sich in der Medianlinie vereinigen, ohne Dotterelemente vom Dottersack dabei abzutrennen (Fig. 7). Zuerst ist diese Anlage prismatisch (im Querschnitt rhombisch) und besteht aus einem indifferenten embryonalen Gewebe (Fig. 8). Indem die beiden Kardinalvenen in der Mittellinie verschmelzen und die neugebildete unpaare Hohlvene sich in der dorsoventralen Richtung ausdehnt, wird das prismatische Axialgebilde längs der Sagittalebene in zwei Teile zerdrückt, welche als wulstartige Verdickungen der unteren Venenwand beiderseits von der Radix mesenterii erscheinen (Fig. 9). Unter Resorption der Dotterplättchen werden diese Genitalwülste höher, setzen sich von der Venenwand ab (Fig. 10) und werden schließlich zu dünnen Platten, die aus zwei Schichten eines kubischen Epithels bestehen (Fig. 12, 11 mm Länge).

2. Jetzt beginnt das Einwachsen der Genitalstränge aus dem WOLFFschen Körper in die Genitalplatte. Zuerst bestehen sie aus einer Reihe von indifferenten Zellen, die sich zwischen die beiden Epitheliallamellen der Anlage einschieben (Fig. 47), dann werden sie zu größeren abgerundeten Massen von indifferentem Gewebe (Fig. 48). Der Umfang der Keimanlage nimmt rasch zu, in derselben entsteht der primäre, mit Gallertgewebe ausgefüllte Genitalraum, welcher stellenweise durch die Genitalstränge stark eingeengt ist (Fig. 45, 16 mm Länge). Dieser Zustand, abgesehen von der Größenzunahme der Anlage, dauert längere Zeit an (etwa bis eine Länge von 30 mm erreicht wird (Fig. 46, 96—98). Die Größe der Genitalstränge und dementsprechend der Umfang des freien primären Genitalraumes variieren dabei beträchtlich. Die Zahl der Genitalstränge steigt bis auf 6. Während dieser ganzen Periode bilden sich in den Genitalsträngen einzelne Keimelemente, die aber sehr bald zugrunde gehen. Am Ende dieser zweiten Entwicklungsperiode fangen die distalen Abschnitte der Genitalstränge an, sich zu lockern und miteinander zu verschmelzen. Zu gleicher Zeit treten in den proximalen Teilen derselben sekundäre Genitalräume auf (Fig. 53, 31 mm Länge).

3. Das aufgelockerte Material der Genitalstränge zerfällt in einzelne Gruppen von kleinen indifferenten Elementen, welche die Anlagen der Hodenampullen darstellen. Es differenzieren sich in denselben besondere Chromidium führende Nährzellen, und zu gleicher Zeit treten im Plasma der indifferenten Zellen fettartige Tröpfchen auf (Fig. 54, auch die Figuren 55—60). Dann geht die Umwandlung der indifferenten Zellen der Ampullen in Spermatogonien vor sich,

wobei die Nährzellen und die fettartigen Tröpfchen ganz zu Anfang des Prozesses verschwinden (Fig. 61). Endlich bekommen wir ein Bild, welches auch für die Normalreihe ganz typisch ist, d. h. in dem die Ampullen hauptsächlich aus Spermatogonien bestehen, welchen Paragonien beigemengt sind (Fig. 62).

Die sterilen Abschnitte der Keimanlage.

Die beiden sterilen Abschnitte der Keimanlage entwickeln sich genau so, wie es bei den Tieren aus der NR. I stattfindet. Nur sind die Gonocyten in denselben selbstverständlich ebensowenig zu finden, wie im gonalen Abschnitte auf den frühen Entwicklungsstadien. Die ersten Auswüchse der Fettkörperanlage finde ich auf der linken Seite bei einer 16 mm langen Kaulquappe (in der NR. 19 mm), den Anfang der Fettbildung bei 24 mm langen Tieren (in der NR. 27 mm). So sehen wir, daß die Entwicklung des Fettkörpers durch die Spätbefruchtung keineswegs gehemmt wird.

Intermediärer Typus.

Die frühesten Stadien der Entwicklung der intermediären Genitaldrüse sind vollständig identisch mit denen der Keimanlagen der Normalreihe. Es kommt ebenfalls zum Abschnüren der dorsalen medianen Dotterleiste des Dottersacks, welche die primären Gonocyten liefert. Ebenso ordnen sich die letzteren zuerst in zwei kopfkaudalwärts verlaufende Reihen, die im Axialmesenchym eingebettet liegen. Dann kommt es zur Bildung der zwei Genitalleisten, in welchen der Prozeß der Entstehung von sekundären Gonocyten aus Paragonien resp. Peritonealzellen vor sich geht. Mit etwa 9 mm Länge ist gewöhnlich das Stadium erreicht, auf welchem das Genitalrudiment durch die Anlage eines Mesogoniums von der Wand der Vena cava posterior abgesetzt ist (Fig. 11).

Bei den $11-11^1/_2$ mm langen Tieren fängt der Prozeß der Eiabstoßung („ponte des ovules primordiaux") an. Der Vorgang ist manchmal so intensiv, daß es stellenweise zum vollständigen Schwund der Gonocyten kommt (Fig. 64).

Die Fig. 63, welche sich auf eine 12/6 mm lange, 28 Tage alte Kaulquappe bezieht, zeigt uns eine Struktur, die auch für Tiere von derselben Größe aus der NR. typisch erscheint (vergl. Fig. 15).

Ein wichtiger Unterschied im Vergleich mit den Larven der NR. ist bei 13 mm langen und größeren Tieren zu konstatieren. Während in der NR. von jetzt an zweierlei Individuen zu finden sind, die als ♂ und ♀ zu bezeichnen sind, bleibt diese Differenzierung in der intermediären Reihe aus. Und da sich zwischen einwachsenden Genitalsträngen und dem sich zu einem Keimepithel anordnenden Keimgewebe ein spaltförmiger Hohlraum bildet, könnte man alle Larven für

Weibchen halten, würde man sich an die Geschlechtsmerkmale halten, die für die NR. I gültig sind.

Bald überzeugen wir uns aber, daß zwischen der Entwicklung der Genitalanlage in der IR. und derjenigen der NR. I ein wichtiger Unterschied besteht. Wir haben nämlich gesehen, daß schon bei 16 mm langen Weibchen aus der NR. I der primäre Genitalraum sich beträchtlich erweitert und es zu gleicher Zeit zur Bildung der sekundären Genitalräume in den Genitalsträngen kommt (Fig. 41). Wir wollen im voraus sagen, daß die Erweiterung des primären Genitalraumes in der IR. unterbleibt und die sekundären Genitalräume viel später als in der NR. angelegt werden.

Die Totalansicht der Keimanlagen einer 14/7 mm langen, 29 Tage alten Larve ist auf der Fig. 130 dargestellt. Ein Längsschnitt durch eine Keimanlage einer 16/8 mm langen, 32 Tage alten Larve ist auf dem Photogramm Fig. 99 zu sehen.

Larve 20/9 mm lang, 33 Tage alt, erste Spuren von Hinterbeinanlagen (Fig. 65). Die Keimanlage, die an einem gut ausgebildeten Mesogonium hängt, besteht: 1) aus einem einschichtigen Keimepithel; 2) aus Genitalsträngen, die, wie auch sonst, mit dem nephrogenen Gewebe in Verbindung stehen; 3) aus einer primären Genitalhöhle, die allerdings nur durch schmale Spalträume zwischen den Genitalsträngen und dem Keimepithel einerseits und zwischen den benachbarten Genitalsträngen andererseits vertreten und mit Gallertgewebe ausgefüllt ist. In dem Keimepithel ist auf der Fig. 65 oben rechts (*a*) ein von Paragonien umgebener Hohlraum zu sehen, der zweifellos einer verschwundenen Keimzelle entspricht. Dieses Stadium ist demjenigen aus der NR. ganz ähnlich, das auf der Fig. 19 dargestellt ist (13 mm lange weibliche Larve).

In toto sind die Keimanlagen des soeben besprochenen Tieres auf der Fig. 131 abgebildet.

Kaulquappe 23/11 [2/2] mm lang, 48 Tage alt (Fig. 66). Außer dem Zuwachs des Umfanges der Anlage ist noch die folgende Veränderung im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium zu notieren. Das Keimepithel ist unter Vermehrung der Keimelemente stellenweise mehrschichtig geworden. Was aber die Genitalstränge und den primären Genitalraum anbelangt, so sind die Zustände dieselben geblieben.

Larve 26/13 [3/2] mm lang, 75 Tage alt (Fig. 67). Auf diesem Stadium sind wichtige Fortschritte in der Entwicklung der Genitalanlage aufgetreten. Die Genitalstränge haben die sekundären Genitalräume ausgebildet, deren Wandung aus abgeplatteten Epithelialzellen zusammengesetzt ist. Im Keimepithel kommen die Keimzellnester zum Vorschein. In einigen derselben sind die Keimelemente in die Wachstumsperiode eingetreten. Da die Elemente in jedem Nest sich immer

auf demselben Stadium befinden, hat sich das Nest zweifellos durch sukzessive Teilungen einer Ovogonie gebildet, wie es auch bei den Weibchen aus der NR. der Fall ist. Das Gallertgewebe des primären Genitalraumes ist jetzt zu einem faserigen Bindegewebe geworden, welches auch zwischen die Nester eingedrungen ist.

Auf der Fig. 132 ist die Totalansicht der Keimanlagen dieses Tieres zu finden.

Die Fig. 100 reproduziert das Photogramm eines Längsschnittes durch die Keimanlage einer fast ebenso großen Kaulquappe (27/13 [3/2] mm lang, 49 Tage alt). Wollen wir ein in bezug auf den Zustand des Keimepithels gewissermaßen entsprechendes Stadium aus der weiblichen NR. finden, so wird es dasjenige sein, welches auf der Fig. 88 zu sehen ist und sich auf eine Kaulquappe derselben Größe bezieht. Sofort sehen wir einen Unterschied in der Form der beiden Anlagen, indem die indifferente (Fig. 100) einen viel gleichmäßigeren Durchmesser auf der ganzen Länge hat und im ganzen viel dünner erscheint. Hauptsächlich wird es dadurch bedingt, daß die sekundären Genitalräume auf diesem Stadium in der intermediären Anlage viel weniger entwickelt sind, als in der weiblichen. Ein anderer Unterschied kommt in der Zahl der Genitalstränge zum Ausdruck. Während sie in der IR. 8 beträgt, ist sie bei den Weibchen auf 6 beschränkt.

Larve 32/15 [7/2] mm lang, 114 Tage alt (Fig. 68, linke Anlage). Wir sehen, daß im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium keine wesentlichen Veränderungen in der Struktur der Keimanlagen zu beobachten sind. Die Elemente der Nester sind entweder noch auf dem Stadium von Ovogonien oder von Auxocyten während der ersten Stufen der Wachstumsperiode. Es treten vielfach gelappte Kerne in den Ovogonien auf. Die Fig. 101 reproduziert das Photogramm eines Längsschnittes durch die rechte Keimanlage desselben Individuums. Wenn wir die Fig. 89 zum Vergleich heranziehen, die sich auf eine weibliche Larve von ungefähr derselben Größe (34/16 [7/2] mm Länge) aus der NR. I bezieht, finden wir in den beiden Fällen folgende Unterschiede. Die intermediäre Anlage (Fig. 101) ist viel länger, enthält 8 sekundäre Genitalräume und hat auf der ganzen Länge fast stets denselben Durchmesser. Die weibliche ist dafür bedeutend dicker, verjüngt sich etwas kopf- und kaudalwärts und hat 6 Sekundärhöhlen, die mächtig angewachsen sind. Schon bei der schwachen Vergrößerung sind die großen Auxocyten zu sehen, die auf den ersten Vorstadien der Dotterbildung stehen (Fig. 89).

Die Totalansicht der Keimdrüsen des Tieres ist auf der Fig. 133 gegeben.

Kaulquappe 39/19 [14/2] mm lang, 107 Tage alt. Das Photogramm Fig. 102 stellt einen Längsschnitt durch die Keimanlage dieses Tieres dar. Viele Ovocyten befinden sich auf den Vorstadien der Dotterbildung. Dabei beginnen sie, aus dem Nesterverbande auszutreten und sich zentripetal zu verschieben.

Wie wir gesehen haben, findet dieser Vorgang bei den Weibchen aus der NR. schon viel früher statt (Fig. 89). Dagegen bei den Weibchen von etwa derselben Größe sind die Ausbildung der Ovocyten und ihre Wanderung viel vorgeschrittener, und die Keimanlage sieht schon ganz anders aus (Fig. 90, 40/18 [17/2] mm Länge). Die meisten Ovocyten sind stark angewachsen und verdrängen die mächtigen sekundären Genitalräume. In der intermediären Anlage sind die 8 sekundären Genitalräume immer noch deutlich zu sehen.

In toto sind die Keimanlagen dieses Tieres auf der Fig. 134 abgebildet.

Larve 37/18 [25/2] mm lang, in Metamorphose begriffen (Fig. 69). Auf diesem Stadium zeigt uns die intermediäre Keimanlage die folgende Struktur. Unter dem Peritonealüberzug finden wir die noch mächtig entwickelten Nester von jungen Ovocyten auf den ersten Stadien der Wachstumsperiode. Gegen das Zentrum der Anlage sind aus dem Zellnesterverband ausgetretene riesig angewachsene Ovocyten auf den Vorstadien der Dotterbildung zu treffen. Auf dem abgebildeten Querschnitte sind drei derselben vorhanden, und dies ist für diese Schnittserie die maximale Zahl. Diese Ovocyten sind von einer Granulosa und Theca umgeben und ragen in den sekundären Genitalraum hinein, der dadurch stark eingeengt wird. Er ist mit einem einschichtigen, ganz dünnen Epithel ausgekleidet, dessen Kerne doch teilweise abgerundet sind. Die spaltförmigen Reste des primären Genitalraumes sind mit faserigem Bindegewebe ausgefüllt. In manchen Nestern sind Lücken zu sehen, die resorbierten Ovocyten entsprechen. Hier und da sind degenerierende Ovocyten noch zu treffen.

Das Photogramm einer intermediären Keimdrüse bald nach der Metamorphose ist auf der Fig. 103 reproduziert. Ein Vergleich mit der Fig. 91, die ein Ovar eines ebenso entwickelten Tieres darstellt, zeigt uns am besten die Unterschiede zwischen den beiderlei Organen. Im ersten Fall wächst nur ein geringer Teil der Ovocyten bis zur beträchtlichen Größe an, welche von den meisten Ovocyten bei dem Weibchen erreicht wird. Dagegen sind in der intermediären Drüse die Nester junger Ovocyten sehr zahlreich und groß, während im Ovarium nur schmale Streifen von jungem Keimgewebe auf der Peripherie erhalten bleiben.

Mit dem zuletzt geschilderten Stadium ist der Höhepunkt der Entwicklung der intermediären Keimdrüse erreicht. Bei *Rana esculenta* kann dieser Zustand sehr lange dauern. So habe ich etwa zweijährige Frösche im Freien gefangen, die noch als PFLÜGERsche Hermaphroditen zu bezeichnen waren (Totalansicht der Keimdrüsen auf der Fig. 135).

Aber in einer Anzahl von intermediären Kulturen beginnt der Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung schon unmittelbar nach der Metamorphose, und zwar

zuerst in der männlichen Richtung. Wir wollen uns jetzt mit der betreffenden Umwandlung beschäftigen. Da diese verschieden vor sich gehen kann, werden wir drei Reihen von Umwandlungsstadien unterscheiden müssen.

Intermediäre Spätbefruchtungsreihe.

Der Prozeß der Umwandlung in dieser Reihe beginnt damit, daß der Endothelüberzug der sekundären Genitalräume, welcher bei typischen PFLÜGERschen Hermaphroditen, wie wir es gesehen haben (Fig. 69), eine ganz dünne protoplasmatische Lamelle mit vorspringenden Kernen darstellt, jetzt dicker, plasmareicher wird (Fig. 70). Zu gleicher Zeit geht ein reges Flächenwachstum des Endothels vor sich, und infolgedessen kommt eine bedeutende Faltung derselben zustande. Jetzt sind mitotische Figuren öfters in der Endothellamelle zu finden. In den Ovocytennestern sind unzweideutige Degenerationsvorgänge zu beobachten, in denen ältere Ovocyten massenhaft zugrunde gehen. An der Stelle der verschwundenen Ovocyten sind eine Zeitlang große Lücken zu sehen. Auf diese Weise nimmt die Masse des Keimgewebes allmählich ab, und zwar rascher, als diejenige des Genitalhöhlenüberzugs zunimmt. Infolgedessen kommt der früher fast nur virtuell gewordene primäre Genitalraum wieder ganz deutlich mit seinem lockeren Bindegewebe zum Vorschein.

Auf dem nächsten Stadium (Fig. 71) sehen wir, daß dieselben Prozesse bedeutende Fortschritte gemacht haben. Das gewucherte Endothel der Genitalblasen ist zu einer beträchtlichen Masse von indifferentem Embryonalgewebe geworden, welche nur am Hilus die Anordnung zu einer Lamelle und Reste des sekundären Genitalraumes zeigt. Zahlreiche Mitosen sind in diesem Gewebe zu beobachten. Hie und da sieht man an der Peripherie der so ausgebildeten Masse Zellkomplexe von indifferentem Material sich isolieren. Wir wollen im voraus sagen, daß es sich um die Anlagen der künftigen Hodenampullen handelt. Das weibliche Keimgewebe hat indessen eine weitere Rückbildung erlitten. Von Ovocytennestern kann jetzt überhaupt keine Rede sein. Hie und da findet man dicht unter dem Peritonealüberzug einzelne Ovocyten, welche meistens deutliche Zeichen von Degeneration aufweisen.

Auf der Fig. 72 tritt die Struktur eines Hodens deutlich hervor. Die ganze Masse des Embryonalgewebes, die durch die Wucherung der Genitalblasenwände gebildet wurde, ist in viele einzelne Inseln zerfallen, die in ein Bindegewebsstroma eingebettet sind und junge Hodenampullen darstellen. In einigen von denselben beginnt die Umbildung der kleinen indifferenten Elemente in Spermatogonien.

Vergleichen wir das Stadium der Fig. 72 mit dem entsprechenden aus der männlichen Spätbefruchtungsreihe (Fig. 54), so sehen wir im großen und ganzen eine Uebereinstimmung der Bilder. Es sind aber auch manche wichtige Unter-

schiede zu notieren. Erstens fehlen in dem ersteren Fall die „Nährzellen", welche für die männliche Spätbefruchtungsreihe so charakteristisch sind. Zweitens sind auf einigen Schnitten fast jeder Serie der Drüsen des in Betracht kommenden Stadiums der intermediären Spätbefruchtungsreihe vereinzelte, unverkennbare Ovocyten zu finden, die hauptsächlich peripher in das Bindegewebe eingebettet liegen. Sie dokumentieren ganz unzweideutig, daß unser Hoden durch Umwandlung einer intermediären Anlage entstanden ist.

Die weitere Entwicklung des Hodens geht genau so vor sich, wie es in der männlichen Spätbefruchtungsreihe der Fall ist. Die Spermatogonienbildung in den Ampullen schreitet weiter fort, und es kommt dadurch allmählich zu dem Zustand, welchen die Fig. 62 (für die ♂ SpR.) illustriert, und der, wie wir gesehen haben, in keiner der von uns bis jetzt beobachteten Entwicklungsreihen des Hodens fehlt.

Auch in dem zuletzt geschilderten Fall der Hodenentwicklung treten in den Ampullenanlagen keine Hohlräume auf.

Ein sicheres Seriieren der einzelnen Phasen des geschilderten Umwandlungsprozesses wird dadurch erleichtert, daß die Keimanlagen auf den beiden Seiten des Tieres meist sich verschieden verhalten. Manchmal sind die Unterschiede so groß, daß auf einer Seite der auf der Fig. 69 dargestellte Zustand, auf der anderen derjenige der Fig. 71 verwirklicht ist, so daß eine Art von temporärem bilateralem Hermaphroditismus vorhanden ist.

Die intermediäre Spätbefruchtungskultur (s. Protokollauszüge, No. 5), welche uns für das Kennenlernen dieses Typus der Umwandlung der intermediären Keimdrüse in den Hoden gedient hat, ist noch in einem anderen Punkte interessant. Wenn man viele Schnittserien durch Keimanlagen der jüngeren Stadien derselben Kultur durchmustert, kann man schon bei 30/14 [3/2] mm langen Tieren das Schwinden des weiblichen Keimgewebes und die Wucherung der Genitalblasenwände beobachten. Ueberhaupt bekommt man den Eindruck, als ob das erstere in einem Zustand von herabgesetzter Vitalität wäre, und die letzteren sich in einer erhöhten Bildungstätigkeit befänden. In allen diesen Fällen handelt es sich im großen und ganzen um denselben Prozeß der Umwandlung einer nach dem weiblichen Typus gebauten Keimanlage in eine männliche auf verhältnismäßig frühen Stadien, den wir in der NR. IIb als seltene Ausnahme kennen gelernt haben. Der einzige Unterschied besteht darin, daß während in den Larven aus der NR. IIb eine sofortige Entstehung der Spermatogonien in den gewucherten Wänden der sekundären Genitalräume eintritt, sie eine Zeitlang bei den Tieren aus der ISpR. unterbleibt. Wir finden also, daß die Wirkung der Ueberreife der Eier im Sinne der Verzögerung der Bildung der Spermatogonien in der indifferenten Reihe genau dieselbe ist, wie in der geschlechtlich differenzierten.

Intermediäre Normalreihe a.

Diesmal ist der Umwandlungsprozeß der weiblichen Genitalanlage in die männliche von dem vorher beschriebenen insofern verschieden, als es nicht zur Wucherung der Wände der Genitalblasen kommt. Die Fig. 73 stellt einen Querschnitt durch die Genitalanlage eines ausmetamorphosierten Tieres aus der intermediären Normalreihe dar (Kultur No. 10). In der durch den Querschnitt getroffenen Gegend ist die Anlage begriffen, sich zu einem Hoden umzubauen. Zwar ist das Lumen des entsprechenden sekundären Genitalraumes gut erhalten und die Wand desselben leidlich zu unterscheiden, aber das weibliche Keimgewebe ist größtenteils durch ein indifferentes Embryonalgewebe, in welchem man hie und da Mitosen findet, verdrängt. Die Durchmusterung der ganzen Schnittserie sowie solcher durch andere Keimdrüsen aus derselben Kultur zeigt, daß dieses indifferente Gewebe mit demjenigen der Niere stellenweise zusammenhängt und zweifellos aus demselben stammt (Textfig. 11). Es handelt sich also um eine Einwanderung eines indifferenten Zellmaterials aus der Niere in die Genitalanlage, ein Prozeß, den wir schon so oft in der Genitalstrangbildung kennen gelernt haben. Diesmal kann man aber von „Genitalsträngen" kaum sprechen, da die einwachsende Gewebsmasse keine differenzierten Zapfen darstellt. Sie bildet vielmehr von Anfang an einen einzigen Kern von Embryonalgewebe, in welchem einige von den schon vorhandenen Genitalblasen eingeschlossen werden. Dieses Embryonalgewebe erscheint in den meisten Fällen im vorderen Drittel der intermediären Keimdrüse entsprechend der gewöhnlichen Lage des künftigen Hodens. Ich konnte aber manchmal beobachten, daß das Embryonalgewebe in der Mitte der intermediären Anlage auftrat. Dadurch lassen sich die Fälle erklären, wo der ausgebildete Hoden nicht dicht am Fettkörper, sondern in einiger Entfernung kaudal von demselben liegt.

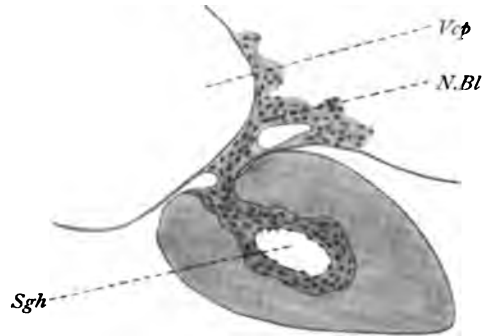


Fig. 11. *N.Bl* nephrogenes Gewebe (Blastem). *Sgh* sekundärer Genitalraum. *Vcp* Vena cava posterior. Ok. 4, Obj. 16.

Im Bereiche des einwachsenden Embryonalgewebes bleiben Teile des weiblichen Keimgewebes am längsten an der Peripherie der Anlage, und zwar am Hilus derselben erhalten. Aber schon bei dem ersten Bick auf Schnitte, die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt sind, kann man sich überzeugen, daß dieses Gewebe im Absterben begriffen ist. Nicht nur die Auxocyten der Nester, sondern auch die Paragonien derselben zeigen eine im Vergleich mit den Zellen des ein-

wachsenden Stromas stark herabgesetzte Färbbarkeit. Zahlreiche Lücken, welche teilweise Zelldetritus führen, dokumentieren das Einschmelzen von Zellelementen. Einzelne degenerierende Auxocyten (resp. Lücken) sind öfters auch in das indifferente Stroma eingeschlossen zu finden.

Obgleich das Embryonalgewebe der Keimdrüsen in der intermediären Normalreihe ein anderes ist, als in der entsprechenden Spätbefruchtungsreihe, ist sein Schicksal in beiden Fällen dasselbe. Es ist dazu bestimmt, das männliche Keimgewebe zu bilden. Schon auf der Fig. 73 sehen wir, daß die Stromamasse anfängt, in einzelne Bezirke zu zerfallen. Die Fig. 74 zeigt uns den weiteren Verlauf desselben Vorganges. An der Peripherie der Anlage haben sich schon einzelne Ampullen mit Spermatogonien (resp. Uebergangsstadien zu denselben) gebildet, die zentrale Stromamasse ist vorläufig undifferenziert geblieben. Um die Ampullen herum hat sich an Ort und Stelle eine Bindegewebshülle aus den indifferenten Stromazellen herausdifferenziert. Ein Schritt weiter, und es wird ein Zustand des Hodens erreicht, den wir schon vielmals kennen gelernt haben, und der auf der Fig. 62 (für eine andere Entwicklungsreihe) dargestellt ist.

Auch in der I. NR. a sind auf keinem Stadium weder Nährzellen, noch Tröpfchen einer fettartigen Substanz in den jungen Hodenampullen zu finden.

Intermediäre Normalreihe b.

In derselben Kultur, welche mir für das Studium des soeben geschilderten Umbildungsvorganges (I. NR. a) gedient hatte, war eine Anzahl von Keimdrüsen zu finden, deren äußere Form und innere Struktur das Vorhandensein einer etwas abweichenden Entwicklungsreihe annehmen ließ.

Die Fig. 75 stellt einen Querschnitt durch die Keimdrüse eines soeben ausmetamorphosierten PFLÜGERschen Hermaphroditen dar. Auf den ersten Blick fallen verschiedene Besonderheiten auf. Das Keimgewebe, hauptsächlich aus Nestern von weiblichen Auxocyten bestehend, läßt sich größtenteils noch ganz normal färben, obgleich in demselben einzelne Degenerationsherde zu konstatieren sind. Hie und da sieht man degenerierende Auxocyten, sowie Lücken, welche jenen nach ihrer Resorption entsprechen. Auf einer Seite der Drüse (rechts auf der Fig. 75) ist das Keimepithel auf einer größeren Strecke von dem Hilus an abwärts abgelöst und umgeklappt. Die Trennung derselben von der übrigen Masse des Organs findet längs des ehemaligen primären Genitalraumes statt. Es bleibt dabei die ganze Bindegewebsmasse, welche die schlitzförmigen Reste dieses Raumes ausfüllte, mit der Wand des sekundären Genitalraumes in Zusammenhang. Die beiden Trennungsflächen sind bereits von einem neugebildeten Endothel überzogen (s. bei x und x'). Die Bildung eines Endothels scheint dem Trennungsprozeß vorauszugehen. Man

sieht wenigstens dasselbe eine Strecke weit auch unter dem Winkel (*y*), wo die zwei Trennungsflächen zusammenstoßen. Die Zellen des bindegewebigen Stromas haben stellenweise den Charakter eines Embryonalgewebes dadurch wieder angenommen, dass die Kerne sich abgerundet haben, und die Zellleiber plasmareicher geworden sind (s. bei *a*). Man sieht auch hie und da auf den Schnitten deutlich abgegrenzte Inseln von zweierlei Zellmaterial. Die einen bestehen aus dicht gedrängten, sich stark mit Eosin färbenden Zellen und sind als stark erweiterte und mit jungen Erythrocyten vollgestopfte Blutkapillaren aufzufassen (*Bl. Ins.*). Die anderen Inseln bestehen aus einem indifferenten Embryonalgewebe, wie es in den Genitalsträngen gewöhnlich vorkommt (*b*). Nur sind in diesen Gewebsinseln einzelne Zellen von einer anderen Art eingeschlossen, die man leicht als eosinophile Leukocyten erkennen kann (*E. L.*). Dieses Gewebsmaterial ist höchstwahrscheinlich aus der Niere in die Keimdrüse hineingewandert, weil die darin eingebetteten eosinophilen Leukocyten, die sonst in den Genitalanlagen fehlen, für den WOLFFschen Körper ein geradezu charakteristischer Bestandteil sind.

Der sekundäre Genitalraum bleibt teilweise erhalten. Auf der linken Seite der Abbildung, wo es noch zu keiner Abtrennung des weiblichen Keimepithels gekommen ist, scheint dieser Prozeß vorbereitet zu sein: unter dem Keimepithel sind auf größeren Strecken schlitzförmige Hohlräume erschienen, deren Bildung höchstwahrscheinlich die ersten Schritte des Dehiszenzvorganges darstellt.

Ich habe auch einige Stadien gefunden, wo der Prozeß der Abtrennung des Keimepithels nur ganz im Beginn stand. Die Blutkapillaren der Drüse sind dann merkbar erweitert. Man kann stellenweise ganz deutliche Stränge von jungem Embryonalgewebe mit eingebetteten eosinophilen Leukocyten bis zum Mesogonium verfolgen, was eine Einwanderung von Zellmaterial aus der Niere höchstwahrscheinlich macht.

Als Endglied der uns jetzt interessierenden Entwicklungsreihe betrachte ich die bei einigen Tieren aus dieser Kultur vorhandenen Drüsen, welche eine für den Hoden sonst ungewöhnliche kammartige Form haben. In toto ist eine solche Drüse auf der Fig. 139 abgebildet, die Fig. 76 stellt einen Querschnitt durch dieselbe dar. Obgleich die Struktur dieses Hodens eine ganz typische ist, sind auch da einige Besonderheiten hervorzuheben. Erstens sind sehr häufig eosinophile Leukocyten (*E. L.*) in dem Bindegewebe zu finden, welche sonst im Hoden so gut wie nie vorkommen. Zweitens sind im Bindegewebe massenhaft pyknotische Kerne (*a*) zerstreut. Ueber die Bedeutung derselben geben uns einige Stellen der Drüse Aufschluß, wo wir noch kleine Inseln von zusammengedrängten Erythrocyten treffen: da finden wir neben gesunden, roten Blutkörperchen auch solche mit stark pyknotischen Kernen, die sich in nichts von den sonst in dem

Bindegewebe der Drüse zerstreuten Chromatinklumpen (*a*) unterscheiden. Ich fasse die letzteren als Reste von zugrunde gegangenen Erythrocyten auf.

Wenn wir den Peritonealüberzug der in Betracht kommenden Keimdrüse genau studieren, so überzeugen wir uns, daß an ihm stellenweise spindelförmige Bindegewebszellen nur mit einem Ende haften (*b*), was sonst kaum vorkommt.

Alle angeführten Besonderheiten dieses Hodens werden verständlich, sobald wir einen genetischen Zusammenhang zwischen den zwei auf den Figuren 75 und 76 abgebildeten Drüsen annehmen. Stellen wir uns in der Tat vor, das Keimepithel sei bei unserer intermediären Keimdrüse längs der auf dem Pauspapier angegebenen Kontur abgetragen worden, der zurückgebliebene zentrale Teil der Anlage sei durch Vermehrung des schon vorhandenen Zellmaterials, sowie, möglicherweise, durch fortgesetzte Einwanderung von plastischem Material von dem Mesogonium her angewachsen, die Blutinseln seien größtenteils resorbiert worden, und Hodenampullen haben sich nach dem gewöhnlichen Schema ausgebildet — und wir bekommen den Zustand der Fig. 76. Die eosinophilen Leukocyten sind dann Reste von denen, die schon in der intermediären Drüse waren, ebenso die noch vorhandenen Blutinselchen; die pyknotischen Kerne würden den zugrunde gegangenen Erythrocyten entsprechen; die an der Oberfläche des Peritonealüberzuges haftenden Bindegewebsfasern würden Reste von denen sein, welche den primären Genitalraum der intermediären Drüse ausfüllten und die bei der Neubildung des Endothels draußen geblieben sind.

Obgleich ich also keine Uebergangsstadien zwischen den zwei Keimdrüsenzuständen besitze, welche auf den Figuren 75 und 76 dargestellt sind, glaube ich genügende Gründe zu haben, den zweiten von dem ersten abzuleiten. Ich bin dabei der Meinung, daß die Hyperämie der intermediären Drüse, welche den von mir erschlossenen Umbildungen vorausgeht und sich in einer mächtigen Erweiterung der Kapillaren und Ueberfüllung derselben mit Erythrocyten äußert, den Zweck hat, die für das Anwachsen der verkümmerten Drüse nötige Nahrungszufuhr zu sichern. Die angeschwollenen Kapillaren scheinen in einzelne Inseln zerlegt zu werden, die allmählich samt ihrem Inhalt resorbiert werden.

Es ist als eine allgemeine Regel zu betrachten, daß in jeder Froschkultur die Entwicklung der Keimdrüsen sich nach einem einzigen Typus vollzieht. Nun sehen wir, daß in unserer Kultur No. 10 zwei Modi der Umwandlung der intermediären Keimdrüse in den Hoden nebeneinander verwirklicht sind.

Ich kann nicht verkennen, daß die in der INR. b sich abspielenden Vorgänge (Abstoßung des Keimepithels, Hyperämie, Einwanderung der eosinophilen Leukocyten aus der Niere) einen pathologischen Anstrich haben. Ich habe versäumt, die anderen Organsysteme der betreffenden Individuen mikroskopisch zu untersuchen, und muß es infolge dessen dahingestellt sein lassen, ob die zuletzt be-

handelte Abänderung des in Betracht kommenden Umwandlungsprozesses nicht durch einen pathologischen Zustand des Organismus hervorgerufen ist.

Jetzt werde ich die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen nach dem intermediären Typus kurz rekapitulieren.

Die ersten Stadien der Entwicklung der Genitalanlage sind denen aus der Normalreihe I in allen Einzelheiten ähnlich. Es kommt dabei bei 11—11 $^1/_2$ mm langen Tieren zum Prozeß der Eiausstoßung (Fig. 64). Es unterbleibt aber in unserer Reihe die Geschlechtsdifferenzierung, und die Keimanlagen aller Individuen entwickeln sich scheinbar in weiblicher Richtung weiter. Dabei unterbleibt die Erweiterung des primären Genitalraumes (Fig. 65—67), und die Entstehung der sekundären Genitalräume ist sehr verzögert (sie erscheinen erst bei 26 mm langen Kaulquappen, Fig. 67, während sie schon bei 16 mm langen Weibchen vorhanden sind, Fig. 41). Die Genitalstränge resp. sekundären Genitalräume treten regelmäßig in der Zahl 8 auf. Die Nesterbildung geht wie beim Weibchen vor sich. Die Auxocyten der Nester verharren aber meistens auf den ersten Entwicklungsstufen, nur sehr wenige von ihnen erreichen die ersten Vorstadien der Dotterbildung und lösen sich aus dem Nesterverband. Dementsprechend bleibt der Durchmesser der intermediären Keimanlage immer kleiner, als derjenige der entsprechend großen weiblichen Tiere (vgl. die Abbildungen der intermediären Keimanlage, Fig. 100, 101, 102, 103, eine nach der anderen mit denen der weiblichen Drüse, Fig. 88, 89, 90, 91). Im ausgebildeten Zustand (Fig. 69, 103, 135) kann die intermediäre Keimdrüse wenigstens 2 Jahre lang fast unverändert bleiben.

Es kann aber gleich nach der Metamorphose die Umwandlung in einen Hoden eintreten. Dabei wurden von mir drei Modi dieses Vorganges beobachtet.

1. Intermediäre Spätbefruchtungsreihe. Unter allmählicher Resorbierung des weiblichen Keimgewebes verdickt sich das Endothel der Keimhöhlen, fängt an zu wuchern (Fig. 70) und wird bald zu einer Anhäufung von indifferentem Embryonalgewebe (Fig. 71). Diese Masse zerfällt in einzelne Inselchen, die zu Hodenampullen werden, unter denen hier und da Ovocyten zu treffen sind (Fig. 72).

2. Intermediäre Normalreihe a. Unter Degenerationsvorgängen in dem weiblichen Keimgewebe wandert indifferentes Zellmaterial aus der Niere in die Keimdrüse hinein und fängt an, sich da zu zerteilen (Fig. 73). Das weibliche Keimgewebe wird schließlich ganz resorbiert, und aus dem eingewanderten Stroma werden Hodenampullen gebildet, in denen die Spermatogonien allmählich entstehen (Fig. 74).

3. Intermediäre Normalreihe b. Manche Bilder haben mich veranlaßt, das Vorhandensein eines zweiten Modus der Entstehung des Hodens aus einer intermediären Drüse in den normal befruchteten Kulturen anzunehmen. Dabei wird das ganze peripher liegende weibliche Keimgewebe abgeschält und das männliche aus den zentralen Teilen der Anlage unter Beteiligung von einwanderndem plastischen Material der Niere gebildet (Fig. 75 und 76). Die auf diese Weise entstandenen Hoden zeichnen sich durch ihre kammartige Form aus (Fig. 139).

Die **Umwandlung der Pflügerschen Hermaphroditen in Weibchen** scheint sehr allmählich vor sich zu gehen, und der Moment des Eintretens dieses Vorganges ist schwer zu bestimmen, da es sich um keinen gründlichen Umbau der Keimdrüse handelt. Es genügt, sich die Zunahme der Menge der großen Auxocyten in einer intermediären Drüse vorzustellen, um die Struktur eines Ovars zu bekommen. Ich habe viele intermediäre Kulturen sehen können, in denen schon bei der Betrachtung der Keimdrüsen in toto alle Uebergänge zwischen den wurstförmigen intermediären Anlagen und regelrechten bandförmigen gekräuselten Ovarien zu finden waren. Auf Schnitten waren dementsprechend große Schwankungen in der Zahl der Eifollikel wahrzunehmen.

Damit sind wir am Schluß unserer Schilderung der inneren Entwicklungsvorgänge der Keimdrüsen von *Rana esculenta* angelangt. Jetzt wollen wir die Umbildungen der äußeren Form derselben, ihre topographischen Beziehungen zu den Nieren und einige Größenverhältnisse auf Grund der Betrachtung der Taf. 12 und 13, sowie der Tab. VI, VII und VIII in den Hauptzügen kennen lernen.

Was die **topographischen Beziehungen** der Keimdrüsenanlagen zum Wolffschen Körper betrifft, so haben wir oben (s. p. 109) gesehen, daß die ersten Nierenkanälchenanlagen bei 11 mm langen Larven auf dem Niveau des Hinterrandes der Genitalleiste liegen. Den Figuren 104, 109, 115, 121 können wir entnehmen, daß sich die Genitalanlagen noch bei 12—13 mm langen Kaulquappen fast auf ihrer ganzen Ausdehnung vor dem Vorderende der Nierenanlagen finden. In den Figurenserien 104—108; 109—114; 115—117; 115, 119, 120; 121—129, 130—135 können wir die gegenseitige Verschiebung der Keim- und Nierenanlage mit dem Wachstum des Tieres verfolgen. Es kommt allmählich die erstere ganz in den Bereich der letzteren zu liegen.

Entwicklung der äußeren Form. Größenverhältnisse.

Normaltypus.

Normalreihe I.

Während auf Schnitten das Geschlecht schon bei $12^1/_2$—13 mm langen Larven zu bestimmen ist, sind auf Totalpräparaten noch auf viel späteren Stadien keine sicheren sexuellen Unterschiede festzustellen, wie man sich aus dem Vergleich der Figuren 110 und 105 überzeugen kann, die männliche bezw. weibliche Keimanlagen von 19 mm langen Kaulquappen darstellen. Wollte man vielmehr die später zur Geltung kommenden Geschlechtsmerkmale in diesem Fall anwenden, so würde man die Anlagen Fig. 110 für weibliche, diejenigen der Fig. 105 für männliche erklären, da die ersteren massiver sind, die letzteren eher die schlanke spindelförmige Gestalt aufweisen.

In dieser Entwicklungsreihe sind die Geschlechter erst von 25 mm Länge an nach der Totalansicht der Keimanlagen mit einiger Sicherheit zu unterscheiden. So sehen wir auf der Fig. 111 die jungen Hodenanlagen eines 27 mm langen Tieres abgebildet, auf Fig. 106 die Ovarialanlagen einer ebenso großen Larve. Im ersten Fall ist der gonale Teil spindelförmig und setzt sich in eine schmale und lange epigonale Anlage fort. In dem zweiten geht der viel längere und mächtigere gonale Abschnitt in einen verhältnismäßig sehr kurzen epigonalen ziemlich plötzlich über. Die Unterschiede in der Ausdehnung der beiderlei Abschnitte der Keimanlagen derselben Tiere lassen sich von der Tab. VI entnehmen (Spalten 3, 4 und 5, bei g einerseits und s andererseits).

Rechte Anlage

	Länge		
	des gonalen Abschnittes mm	des epigonal. Abschnittes mm	der gonal. + epigonal. Abschnitte mm
♂	0,45	0,54	0,99
♀	0,87	0,27	1,14

Wir sehen, daß, während die Länge der beiden Abschnitte beim ♂ und ♀ nicht viel differiert, der gonale Teil beim ♀ etwa doppelt so lang wie beim ♂ ist, der epigonale dagegen zweimal kürzer als in dem letzteren Fall.

Die Figuren 112 und 107 beziehen sich auf ein männliches resp. weibliches Individuum fast derselben Größe (39 resp. 40 mm Länge), dicht vor der Metamorphose. Die Keimanlagen sind viel größer geworden, behalten aber im großen und ganzen die äußere Form des vorher besprochenen Entwicklungsstadiums.

Wir wollen auch für dieses Stadium die Größenverhältnisse der beiderlei Keimanlagen vergleichen (Tab. VI, Spalten 8, 9, 10, sowie 13, 15 bei i resp. u).

Linke Keimanlage.

	Länge			Höhe	Breite
	des gonalen Abschnittes	des epigonal. Abschnittes	der gonal. + epigonal. Abschnitte	des gonalen Abschnittes	
	mm	mm	mm	mm	mm
♂	1,32	1,35	2,67	0,20	0,15
♀	2,50	0,32	2,82	0,39	0,28

Wir sehen wieder, daß die Ausdehnung der beiden in Betracht kommenden Abschnitte (gonal + epigonal) im Ovar und im Hoden beinahe die gleiche ist. Der gonale Teil bleibt bei dem Weibchen viel länger als in der männlichen Anlage, das Mißverhältnis in der Länge der epigonalen Abschnitte der beiden Geschlechter ist dafür zu gunsten des Hodens noch größer geworden als auf dem vorigen Stadium (etwa 4 : 1). Die maximale Höhe und Breite der Genitalleiste des Weibchens beträgt etwa das Doppelte wie beim Männchen.

Während der Metamorphose ändert sich die äußere Form der männlichen Keimanlage sehr beträchtlich, wobei die für den ausgebildeten Hoden charakteristische Gestalt zum Vorschein kommt. Der Vorgang läßt sich durch die Serie der drei Figuren 112, 113 und 114 illustrieren, die sich auf Tiere vor, resp. während und nach der Metamorphose beziehen. Die spindelförmige Konfiguration der Anlage (Fig. 112) geht in eine keulenförmige über, indem das Gewebsmaterial derselben sich kopfwärts zu konzentrieren scheint (Fig. 113). Auch eine Verkürzung der epigonalen Leiste ist dabei wahrzunehmen. Gleich nach der Metamorphose hat sich der ganze gonale Teil zu einem linsenförmigen Körper an dem Hinterende des Fettkörpers zusammengezogen, und der epigonale Abschnitt ist als ein verhältnismäßig kurzes Ligamentum triangulare zu finden (Fig. 114).

Wir wollen jetzt diesen Vorgang durch einige Zahlen veranschaulichen, die wir der Tab. VI (Spalten 8, 9, 10, 13, 15 bei i, j, k und l) entnehmen.

Linke Keimanlage

Größe der Tiere	Länge			Höhe	Breite	
	des gonalen Abschnittes	des epigonalen Abschnittes	des gonal. + epigonal. Abschnittes	des gonalen Abschnittes		
mm	mm	mm	mm	mm	mm	
27/13 [3/2]	0,67	0,63	1,30	—	—	
39/18 [15/2]	1,32	1,35	2,67	0,20	0,15	} Metamorphose
38/18 [30/2]	0,93	1,29	2,22	0,22	0,22	
16/16 [37/2]	0,50	0,15	0,65	0,36	0,23	
18/18 [47/2]	0,91	0,28	1,19	0,42	0,26	

Wir sehen, daß während der Metamorphose die Länge des gonalen Abschnittes um etwas mehr als die Hälfte abnimmt (von 1,32 mm vor der Metamorphose

bis zu 0,5 mm gleich nach derselben), und diejenige des epigonalen noch viel mehr (von 1,35 bis 0,15). Zu gleicher Zeit nimmt die maximale Höhe des gonalen Abschnittes der Keimleiste beträchtlich zu (mehr als 1 1/2 mal) und fast ebenso stark die Breite desselben. Nach der Metamorphose wächst das Organ gleichmäßig in allen drei Dimensionen.

Da ich während dieser Vorgänge keine Degenerationserscheinungen am Hinterende des gonalen Abschnittes finden konnte, muß ich annehmen, daß eine Verlagerung von Keimgewebe kopfwärts tatsächlich stattfindet.

Was die Ovarialanlage anbelangt, so wird auch sie während der Metamorphose umgestaltet, wie aus dem Vergleich der Figuren 107 und 108 zu sehen ist. Unter starker Höhenzunahme wird sie plattenartig und fängt an, sich etwas zu kräuseln, wodurch ihre Ausdehnung in der kopfkaudalen Richtung zuerst etwas abnimmt. Es scheint dabei das Vorderende der Drüse, welches ein breiteres Mesovarium hat, sich etwas nach hinten zu verlagern. Der epigonale Abschnitt erfährt eine beträchtliche Reduktion und ist, von dem nach hinten gewachsenen Hinterende des Ovars überdeckt, nur auf Schnittserien wahrzunehmen.

Durch Zahlen läßt sich der Vorgang folgendermaßen illustrieren (Tab. VI, Spalten 8, 9, 13, 15, bei u und v).

Linke Keimanlage

Größe der Tiere	Länge		Höhe	Breite	
	des gonalen Abschnittes	des epigonal. Abschnittes	des gonalen Abschnittes		
mm	mm	mm	mm	mm	
40/18 [17/2]	2,50	0,32	0,39	0,28	
38/18 [46/2]	2,05	0,28	0,88	0,36	Metamorphose

Wir sehen, daß die maximale Höhe der Anlage während der Metamorphose mehr als zweimal zunimmt, die Breite dagegen nur unbedeutend wächst. Die Länge der gonalen sowie epigonalen Abschnitte erfährt eine Reduktion.

In den zwei von mir in bezug auf diesen Punkt genauer untersuchten Kulturen (No. 1 und No. 8, s. Protokollauszüge pp. 203—205) waren die soeben beschriebenen Umgestaltungen der männlichen sowie der weiblichen Keimanlagen an die Metamorphose der Tiere gebunden. Ob es immer der Fall ist, und ob die beiden Vorgänge in einem organischen Zusammenhang stehen, mögen ausgedehntere Untersuchungen an einer größeren Zahl von Normalkulturen entscheiden.

Schon in dieser Entwicklungsreihe ist hier und da die rosenkranzförmige Form der Hodenanlage angedeutet (Fig. 109).

Normalreihe II a.

Wir haben gesehen, daß diese Entwicklungsreihe sich durch den ausgedehnten primären Genitalraum und die Selbständigkeit der Genitalstränge in der männ-

lichen Keimanlage auszeichnet. Auf manchen ungefärbten Präparaten der jüngeren Stadien sind die Genitalstränge schon bei Betrachtung in auffallendem Lichte durchschimmernd wahrzunehmen (Fig. 119, Kaulquappe 16 mm lang). Sobald die Genitalstränge mit der verhältnismäßig dünnen Hülle des Keimepithels in Berührung kommen, stülpen sie diese an den Kontaktstellen etwas aus. So kommt die für diese Entwicklungsreihe in hohem Maße charakteristische rosenkranzförmige Gestalt der Hodenanlagen zum Vorschein (Fig. 120, besonders auf der rechten Seite der Figur; Kaulquappe 30 mm lang).

Da bei dem Weibchen das Keimepithel dicker ist als beim Männchen, sind die Genitalstränge nur in seltenen Fällen auf ungefärbten Totalpräparaten im Alkohol zu sehen. In der Ovarialanlage, wo die Genitalstränge steril bleiben und in keine Beziehungen zum Keimepithel treten, ist auch die rosenkranzförmige Gestalt nicht zu beobachten (vgl. die Fig. 117 mit der Fig. 120, gleich große weibliche resp. männliche Larven).

Normalreihe II b.

In bezug auf die Gestalt der Keimanlagen kann man hier im allgemeinen nur auf die in der NR. II a herrschenden Zustände verweisen.

Die Fig. 118 stellt die oben ausführlich besprochene weibliche Keimanlage dar, welche im Begriff ist, sich in einen Hoden umzuwandeln (vgl. pp. 126—127; Larve 36 mm lang). Wir wissen schon, daß es sich dabei in erster Linie um eine Wucherung der Genitalblasenwände (Derivate der Genitalstränge) handelt. Aeußerlich kommt diese Erscheinung in der Ausbildung der rosenkranzartigen Form der Keimanlage zum Ausdruck.

Spätbefruchtungstypus.

Die entsprechende Entwicklungsreihe des Hodens ist auf den Figuren 121 bis 129 veranschaulicht. Da in diesem Fall die Genitalstränge besonders zur Geltung kommen, und die äußere Hülle der Anlage nur durch den dünnen Peritonealüberzug gebildet ist, ist die Rosenkranzform der Anlagen auf den früheren Stadien mit großer Deutlichkeit zu beobachten (Fig. 122—125, 17—35 mm lange Kaulquappen). Sie wird nur dann verwischt, wenn die Verlagerung des männlichen Keimgewebes (resp. des Mutterbodens desselben) unter Verkürzung der Genitalleiste beginnt (Fig. 126—128).

Der letzterwähnte Vorgang ist demjenigen in der NT. höchst ähnlich, wie aus dem Vergleich der Figurenserien 124, 126, 127, 128, 129 einerseits (SpT.) und 112, 113, 114 andererseits (NT.) zu sehen ist. Einige Zahlen mögen diesen Prozeß auch illustrieren (Tab. VII, Spalten 8, 9, 10, 13, 15 bei i, j, k, l).

Linke Keimanlage.

Größe der Tiere	Länge			Höhe	Breite
	des gonalen Abschnittes	des epigonalen Abschnittes	des gonal. + epigonal. Abschnittes	des gonalen Abschnittes	
mm	mm	mm	mm	mm	mm
42/18 [28/2]	—	—	1,36	—	—
48/22 [33/2]	—	—	2,05	0,26	0,20
19/19 [44/2]	0,46	0,32	0,78	0,30	0,19
20/20 [51/2]	0,64	0,36	1,00	0,50	0,37

In der Spätbefruchtungsreihe ist eine noch viel größere Variabilität in den Größenverhältnissen der Keimanlagen auf einzelnen Entwicklungsstufen zu konstatieren als in den Normalreihen.

Die Keimanlagen des einzigen in der Spätbefruchtungskultur No. 2 vorhandenen bilateralen Hermaphroditen sind auf der Fig. 141 zu finden.

Intermediärer Typus.

Wir haben gesehen, daß in der entsprechenden Entwicklungsreihe die Ausbildung eines geräumigen primären Raumes unterbleibt. Infolgedessen schmiegt sich die Keimepithelhülle den gut individualisierten Genitalsträngen an, so daß die Keimanlage mehr oder weniger rosenkranzförmig erscheint (Fig. 130—133, 14—32 mm Länge). Diese rosenkranzförmige Gestalt geht mit der Verdickung der Keimgewebshülle verloren (Fig. 134, 135).

Schon von den frühen Stadien an erscheinen die intermediären Keimanlagen viel schlanker und gleichmäßigeren Durchmessers als diejenigen der entsprechend großen Hoden- und Ovarialanlagen aus den Normalreihen, wie man aus dem Vergleich der entsprechenden Figuren entnehmen kann:

Geschlecht der Tiere	Länge der Larven			
	$12^1/_2$—14 mm	19—20 mm	26—27 mm	39—40 mm
♂♀	Fig. 130	Fig. 131	Fig. 132	Fig. 134
♂	„ 109	„ 110	„ 111	„ 112
♀	„ 104	„ 105	„ 106	„ 107

Es sind die in den einzelnen Vertikalspalten bezeichneten Figuren miteinander zu vergleichen.

Aus dem Vergleich der Figurenserien 130—135 einerseits (♂♀-Reihe) und 104—108 andererseits (♀-Reihe) überzeugt man sich, daß das starke Anschwellen der Keimanlage in die Höhe und in die Breite, das bei etwa 25 mm großen Weibchen anfängt, sowie die gewaltige Zunahme der Breite des Ovars, welche mit der Metamorphose zusammenfällt, bei den PFLÜGERschen Hermaphroditen unterbleiben. Die Keimanlagen wachsen ziemlich gleichmäßig in den drei

Dimensionen, so daß sie eine wurstförmige Gestalt auch auf den späteren Stadien behalten (Fig. 134—135).

Zum Vergleich der Größenverhältnisse der gonalen Abschnitte der intermediären Keimanlage mit der weiblichen soll die folgende Zusammenstellung dienen (die Zahlen sind den Tab. VI und VIII entnommen).

Gonaler Abschnitt der rechten Keimanlage.

Größe der Tiere	Länge		Höhe		Breite		
	♂♀	♀	♂♀	♀	♂♀	♀	
mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	
19—20	1,07	0,85	0,10	—	0,10	—	
23	1,38	0,84	0,11	0,18	0,10	0,13	
26—27	1,60	0,86	—	—	—	—	
32—34	1,71	0,91	0,18	0,25	0,10	0,19	
39—40	2,57	1,73	0,22	0,39	0,14	0,25	
38/18—25/19	2,91	1,68	0,53	0,83	0,46	0,34	in Metamorphose

Man überzeugt sich, daß die Länge der intermediären Anlage durchweg größer ist, als diejenige der weiblichen. Die Höhe ist dagegen im ersten Fall überall kleiner als im zweiten. Die Breite der Keimanlage ist bei den PFLÜGERschen Hermaphroditen vor der Metamorphose kleiner, als bei den Weibchen. Während derselben kann das Ovar, indem es sich hauptsächlich in die Höhe ausdehnt, im Breitenwachstum gegenüber der intermediären Drüse zurückbleiben.

Die rechte Keimdrüse (linke auf der Abbildung) der Fig. 136 zeigt die typische Form einer in Umwandlung in einen Hoden begriffenen intermediären Keimdrüse (die innere Struktur derselben entspricht der Fig. 70). Man sieht, wie das Organ sich dabei auf Kosten der hinteren Abschnitte verkürzt. Dieselbe Gestalt haben öfters auch Drüsen, die schon eine typische Hodenstruktur (entsprechend der Fig. 62) aufweisen.

Eine sehr häufige Form der in Umwandlung begriffenen intermediären Anlage ist die eines hackenförmigen Gebildes, dessen einer Schenkel parallel dem medialen Nierenrand, der andere parallel dem hinteren Fettkörperrand verläuft (Fig. 138, linke Seite, rechte auf der Abbildung). Auf diese Form der Drüse hat schon R. HERTWIG (1907) hingewiesen.

Je nachdem der vordere oder hintere Schenkel des hackenförmigen Gebildes stärker entwickelt erscheint, kommen die auf der Fig. 138, rechte Seite (linke auf der Abbildung) resp. auf der Fig. 136, linke Seite (rechte auf der Abbildung) dargestellten Formen der Drüse zustande.

Einmal habe ich auf derselben Seite zwei hintereinander liegende Hoden gefunden, welche die sonst typische innere Struktur des Organs hatten und durch eine sterile Leiste, die den Bau eines Ligamentum triangulare aufwies, verbunden waren. Das entsprechende Individuum gehörte zu der Kultur No. 5, in welcher

die Keimdrüsen sich nach dem ISpT. entwickelten. Ich glaube, die Verdoppelung der männlichen Keimdrüse ist dadurch zu erklären, daß nur einige vordere und hintere Genitalblasen der intermediären Keimanlage sich in das männliche Keimgewebe umgewandelt haben, die mittleren dagegen verkümmerten.

Die Fig. 139 stellt einen kammartigen Hoden dar, wie sie in der Kultur No. 10 hie und da zu treffen sind. Ueber die wahrscheinliche Entstehung derselben habe ich bei der Schilderung der Entwicklung des Hodens in der INR. IIb berichtet (s. p. 148—150).

Eine Uebergangsform zwischen einer intermediären Keimdrüse und einem Ovar ist auf der Fig. 137 veranschaulicht.

Es war nicht meine Absicht, eine erschöpfende Darstellung aller Fälle der Entwicklung der äußeren Form der Keimdrüsen von *Rana esculenta* zu bieten. Eine umfangreiche Arbeit für sich mit einem entsprechend detaillierten Atlas wäre dazu nötig. Ebensowenig nehme ich für mich in Anspruch, die seit den grundlegenden experimentellen Untersuchungen von R. HERTWIG (1905, 1906, 1907) über das Sexualitätsproblem so wichtig gewordene praktische Aufgabe, das Geschlecht der Kaulquappen bezw. Fröschchen auf möglichst frühen Stadien durch Betrachtung der Keimanlagen mit der Lupe mit Sicherheit zu bestimmen, gelöst zu haben. Ich hoffe aber, wenigstens den ersten Schritt in dieser Richtung gemacht zu haben, indem ich in dieser Arbeit versuchte, die Beziehungen zwischen der Evolution der inneren Struktur der Keimanlagen und deren äußerer Gestalt in den von mir untersuchten Entwicklungsreihen von *Rana esculenta* darzustellen, was leider von allen meinen Vorgängern vernachlässigt wurde.

Damit bin ich mit der Schilderung der Entwicklung der Genitalanlagen bei *Rana esculenta* zu Ende. Jetzt wollen wir sehen, wie sich meine Beobachtungen zu denen meiner Vorgänger verhalten, und welche Bedeutung sie für die Lösung mancher Fragen der Ontogenese und Phylogenese der Keimdrüsen der Wirbeltiere im allgemeinen haben.

IV. Allgemeiner Teil.

Bildung der unpaaren Genitalanlage.

Wir haben gesehen, daß hinsichtlich der ersten Bildung der unpaaren Keimanlage bei den Batrachiern zwei Ansichten herrschen, die in einem scharfen Gegensatz zu einander stehen. Nach ALLEN (1907) und KING (1908) soll diese Anlage die abgetrennte Dorsalleiste des Dottersacks sein, nach DUSTIN (1907)

entsteht sie durch die Verschmelzung der beiden Medialstreifen der Seitenplatten der betreffenden Gegend. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß nicht nur bei derselben Art, sondern auch bei Nachkommen von denselben Eltern unter verschiedenen Bedingungen die beiden Entstehungsweisen nebeneinander zu beobachten sind. Ich habe nämlich den ersten Vorgang in der Normalkultur No. 1, den zweiten in der entsprechenden Spätbefruchtungskultur No. 2 mit aller Sicherheit verfolgen können. Und es erscheint mir höchst wahrscheinlich, daß alle drei Beobachter (ALLEN und KING einerseits, DUSTIN andererseits) für ihre Objekte das Richtige geschildert haben. Ich wage es aber zurzeit nicht, zu entscheiden, ob die von den genannten Forschern beobachteten Divergenzen auf Artunterschiede oder auf die Verschiedenheit irgendwelcher anderer Faktoren zurückzuführen sind.

Von den anderen Wirbeltiergruppen ist eine unpaare Genitalanlage nur bei *Petromyzon* von WHEELER (1899) beobachtet worden. Sie entsteht durch die Verschmelzung von zwei Anlagen, welche am medialen Rande der Seitenplatten liegen. Der Vorgang ist also demjenigen ähnlich, welchen DUSTIN für *Triton, Rana temporaria* und *Bufo* annimmt, ich für die Spätbefruchtungsreihe von *Rana esculenta.*

Entstehung der Genitalstränge.

Es wurde schon oben hervorgehoben, daß die Genitalstränge nach den einen Autoren (HOFFMANN, 1886; SEMON, 1891; GEMMILL, 1896) als schon wohl differenzierte Gebilde aus der Niere in die Keimanlage einwachsen, nach den anderen (BOUIN, 1901; KING, 1908) durch Autodifferenzierung erst im Mesenchym der Genitalleiste entstehen.

Hätte ich die Bildung der Genitalstränge nur in der NR. I studiert, so hätte ich mich zweifellos den Ansichten von BOUIN und KING angeschlossen. Nämlich in diesem Fall kommt es zuerst überhaupt nicht zur Bildung eines primären Genitalraumes, und das Keimepithel erscheint um einen Kern von indifferentem Embryonalgewebe angeordnet, welcher als ein Ausläufer des nephrogenen Gewebes zu erkennen ist (siehe Fig. 15). Beim Weibchen werden die Genitalstränge erst mit der Bildung des primären Genitalraumes differenziert (Fig. 19), beim Männchen, wo der letztere erst später und unvollkommen zur Ausbildung kommt, kann man auf den früheren Stadien überhaupt nur nach Analogie mit dem Weibchen von Genitalsträngen sprechen, da die entsprechenden Gewebsmassen in Kontakt mit dem peripheren Keimgewebe bleiben und sehr früh beginnen, den Charakter des letzteren anzunehmen (Fig. 17, 22). Die indifferente Reihe nimmt in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein (Fig. 65).

Wären mir dagegen nur die NR. IIa und die Spätbefruchtungsreihe zur Verfügung gestanden, so würde ich höchst wahrscheinlich den Standpunkt von HOFFMANN, SEMON und GEMMILL vertreten. In der Tat, im ersten Fall (Fig. 43), dank der frühzeitigen Bildung eines beträchtlichen primären Genitalraumes, kann man Schritt für Schritt das Einwachsen eines Zäpfchens von indifferentem Gewebe von dem Hilus her beobachten, welches längere Zeit seine Individualität in den beiden Geschlechtern behält. Im zweiten Fall (Spätbefruchtungsreihe) ist das einwachsende Zäpfchen zwar zwischen den beiden Peritoneallamellen der Keimfalte fest eingeklemmt, behält aber immer seine scharfe Abgrenzung denselben gegenüber (Fig. 47).

Jetzt aber bin ich zur Ueberzeugung gekommen, daß auch in der Frage nach der Entstehung der Genitalstränge beide Parteien für die von ihnen geschilderten Fälle recht haben können. Und wenn man die zwei Bildungsmodi der Genitalstränge bei *Rana esculenta* miteinander vergleicht, sieht man sogleich wie sie leicht voneinander abzuleiten sind. Stellt man sich vor, daß in der NR. IIa (Fig. 43) das Flächenwachstum der Keimanlange langsamer fortschreitet, das Eindringen von indifferentem Embryonalgewebe dagegen früher anfängt, so wird es zu keiner Bildung eines primären Genitalraumes kommen. Wird dabei ein inniger Kontakt zwischen dem Keimgewebe und der zentralen Gewebsmasse hergestellt, so bekommen wir die Zustände, welche für die NR. I charakteristisch sind (Fig. 15, 17). Wenn nachher, wie es bei dem Weibchen vorkommt, das Flächenwachstum der Anlage doch schneller vor sich geht und unter Entstehung eines primäreren Genitalraumes die Genitalstränge zum Vorschein kommen, wäre man geneigt, deren Bildung aus der inneren Masse von Embryonalgewebe als „Autodifferenzierung“ aufzufassen (Fig. 19). Sobald (diesmal durch die Wirkung der Ueberreife der Eier) das Immigrieren von Embryonalgewebe in die Genitalfalte sich verspätet hat, erscheint dieses wieder von vornherein in Form von differenzierten Genitalsträngen (Fig. 47).

Wir wollen jetzt sehen, wie es mit der Frage nach der Herkunft der Genitalstränge in den anderen Wirbeltiergruppen steht, bei welchen diese Gebilde in der Entwicklung vorhanden sind.

Es sind vier Meinungen in bezug auf die Entstehung der Genitalstränge bei den Amnioten ausgesprochen worden, nämlich:

1) Sie sind Auswüchse des WOLFFschen Ganges oder des Drüsenepithels der Niere (der BOWMANschen Kapsel resp. des Nierenkanälchens). Für die Reptilien wurde dies von BRAUN (1877), WELDON (1885), HOFFMANN (1889), PETER (1904) behauptet, für die Vögel von WALDEYER

(1870), SEMON (1887), HOFFMANN (1892), für die Säuger von WALDEYER (1870), KÖLLIKER (1874), BALFOUR (1878), HARZ (1883).

2) Die Genitalstränge sind Auswüchse des Keimepithels. Diese Ansicht wurde für die Reptilien von ALLEN (1905) vertreten, für die Vögel von BORNHAUPT (1867) und JANOŠIK (1890), für die Säugetiere von EGLI (1876), JANOŠIK (1885, 1890), ALLEN (1904), GIANELLI (1905), SAINMONT (1905), V. WINIWARTER und SAINMONT (1909).

3) Die Genitalstränge entstehen durch Autodifferenzierung im Gewebe, welches die Unterlage des Keimepithels bildet. Die Sache wurde auf diese Weise für Reptilien von MIHALKOVICS (1885) dargestellt, für die Vögel von SERNOFF (1874), SCHMIGELOW (1882), MIHALKOVICS (1885), LAULANIÉ (1886), PRENANT (1889), für die Säugetiere von MIHALKOVICS (1885).

4) Die Genitalstränge und das Keimepithel bilden zuerst eine einheitliche Masse. Aus ihrer oberen Schicht wird das Keimepithel, aus der tieferen werden die Genitalstränge gebildet: SCHULIN (1881), NAGEL (1889), COERT (1898), SKROBANSKY (1903).

Wir wollen zuerst diese Frage in bezug auf die Säugetiere behandeln und werden von diesen divergenten Meinungen diejenigen eliminieren, welche zurzeit nur historisches Interesse haben. So ist das Einwachsen der Genitalstränge von dem WOLFFschen Gang oder von den Nierenkanälchen von allen neueren Untersuchern endgültig widerlegt worden. Ebenso werde ich die Arbeit von GIANELLI, wo die Entstehung der Genitalstränge nur sehr oberflächlich geschildert wird, beiseite lassen.

Als zwei Extreme werde ich in erster Linie die Anschauungen von SAINMONT resp. V. WINIWARTER und SAINMONT einerseits und diejenigen von SCHULIN, NAGEL, COERT, SKROBANSKY andererseits näher besprechen. Die ersteren Autoren behaupten, daß schon von den sehr jungen Stadien an (Katzenembryonen von 5 mm Länge) ein niedriges Germinativepithel vorhanden sei, welches von dem unterliegenden bindegewebigen Stroma scharf abgegrenzt ist, und daß später solide Auswüchse dieses Epithels die Genitalstränge bilden.

Die zweite Gruppe von Forschern (SCHULIN, Rind; NAGEL, Mensch; COERT, Kaninchen; SKROBANSKY, Schwein) nimmt dagegen an, daß die erste Keimanlage durch ein dickes Polster von gleichem Embryonalgewebe entsteht, aus welchem dann später das Keimepithel und die Genitalstränge sich differenzieren.

V. WINIWARTER und SAINMONT (1909) erklären den Meinungsunterschied durch die unvollkommene Untersuchungstechnik der letztgenannten Forscher. Ich glaube aber, daß die angeführten Divergenzen keine prinzipielle Bedeutung haben und sich auf die Verschiedenheit der untersuchten Arten, sowie vielleicht auch

auf individuelle Schwankungen des Entwicklungsganges zurückführen lassen. Anhaltspunkte dafür sind in der übrigen diesbezüglichen Literatur zu finden.

In dieser Beziehung ist die Arbeit von ALLEN (1904) von Bedeutung. Er beobachtet zwar bei Schweineembryonen von 7 mm Länge eine Abgrenzung zwischen dem einschichtigen Keimepithel und dem unterliegenden Stroma, findet aber keinen prinzipiellen Unterschied zwischen beiden. Nach ihm werden neue Stromaquanta vom Keimepithel produziert. Dann sendet von einem gewissen Moment an das germinative Lager in die tieferen Stromaschichten zusammenhängende Zellenzüge — die Genitalstränge. Dieser Darstellung gemäß wären die oberen Schichten des Stromas und die Genitalstränge von demselben Mutterboden abzuleiten. Die letzteren wären nur insofern von den ersteren verschieden, als sie etwas später und lokalisiert entstehen. Bei Kaninchen findet ALLEN die Verhältnisse weniger klar, was darauf zurückzuführen ist, daß hier die Abgrenzung der oberen Schicht der Keimanlage von dem darunter liegenden Stroma keine scharfe ist und die zwei Prozesse — die Stromaneubildung und die Entstehung der Genitalstränge — keine so diskreten sind, wie im ersten Fall.

Nehmen wir an, daß die Entstehung der Genitalstränge von der Seite des Keimepithels sich verzögert, während die Stromaneubildung eine Zeitlang weiter vor sich geht. Dann wird das für die Genitalstränge bestimmte Zellmaterial mitten in dem Stromagewebe zu liegen kommen und in diesem zu einem gewissen Zeitpunkt in Form von Genitalsträngen sichtbar werden, wie es von SCHULIN, NAGEL, COERT, SKROBANSKY beschrieben wurde.

Einige Beweise dafür, daß der Gegensatz zwischen dem Keimepithel und dem Stroma nicht immer so ausgeprägt ist, wie es von SAINMONT (1905) geschildert wird, lassen sich auch aus den Schriften der älteren Parteigenossen dieses Verfassers entnehmen. So betont schon EGLI (1876) mehrfach für das Kaninchen, daß keine Abgrenzung zwischen Keimepithel und Stroma bestehe. JANOŠIK (1890, Schaf) findet, daß die zuerst (5 mm lange Embryonen) vorhandene scharfe Grenze zwischen dem Keimepithel und Stroma sich verwischt. Obwohl er die Bildung der Genitalstränge vom Keimepithel in diesem Fall annimmt, sagt er doch: „Es sind die Verhältnisse bei Säugetierembryonen bei weitem nicht so klar wie beim Hühnchen, da, wenigstens an meinen Präparaten, bei den Säugetieren beiderlei Zellarten [Stroma- und Keimepithelzellen] .... nur sehr wenig voneinander, auch noch in späteren Stadien, in den Geschlechtsdrüsen abweichen.“ Auch bei dem Schwein soll die Grenze zwischen Keimepithel und Stroma keine scharfe sein.

Eine innige genetische Verwandtschaft zwischen dem Stroma und den Genitalsträngen scheint also in vielen Fällen festgestellt worden zu sein. Unter dieser Annahme ist das gleichzeitige Vorkommen der beiden soeben besprochenen

Entstehungsmodi der Genitalstränge höchst wahrscheinlich. Ich glaube sogar, daß zwei Forscher, welche eine verschiedene Herkunft für die Genitalstränge bei derselben Art angeben, auch beide recht haben können (Schwein: SKROBANSKY einerseits, JANOŠIK andererseits; Kaninchen: SCHULIN, COERT einerseits, EGLI, ALLEN andererseits). Hierzu muß man aber notwendigerweise eine gewisse Variabilität in der Entwicklung der Keimanlage bei den betreffenden Arten annehmen, was nach meinen Befunden am Frosch nahe liegt. Auch wurde eine Unbeständigkeit in dem Entstehungsmodus der Genitalstränge bei derselben Art, ja bei den Säugern schon längst von BALFOUR (1878) und MAC LEOD (1880) für wahrscheinlich gehalten.

Es bleibt nur, um die Frage bezüglich der Säugetiere zu erschöpfen, die Stellung von MIHALKOVICS zu präzisieren, welcher sich für die Entstehung der Genitalstränge aus dem Keimepithel ausgesprochen hat. Er hat nämlich eine „Infiltration" von Stroma durch Epithelelemente und eine nachträgliche Bildung der Genitalstränge aus diesem immigrierten Material angegeben. Wenn man aber die von ihm beobachteten Tatsachen kritisch übersieht, ist kaum zu zweifeln, daß dieselben mit den Ergebnissen von NAGEL, COERT etc. übereinstimmen. Gesehen hat er nämlich: 1) daß es zwischen dem Keimepithel und dem Stroma keine scharfe Grenze gibt; 2) daß eine Einwanderung von Zellen aus dem Keimepithel in das Stroma stattfindet, so daß, wie er meint, das Stroma in den peripheren Schichten fast ganz verdrängt wird; 3) daß in dem Stroma sich die Genitalstränge herausdifferenzieren. Spezifisch ist nur die Deutung des Autors, der als Anhänger der HISschen Parablasttheorie einen strengen Unterschied zwischen „Stroma" und „Epithel" macht, daher von einer „Infiltration" des ersteren vom letzteren, nicht von Umwandlung der Epithelelemente in Stromazellen spricht. Er läßt so die Genitalstränge nicht aus den oberen Stromaschichten, sondern aus dem in dasselbe immigrierten „archiblastischen" Epithelmaterial entstehen.

Was die Sauropsiden anbetrifft, so ist es hier noch viel schwieriger, als bei den Säugern, aus allen sich widersprechenden Angaben der verschiedenen Forscher eine einheitliche Vorstellung über die Art der Entstehung der Genitalstränge zu gewinnen. Zwar könnten wir, wie es von anderer Seite mehrfach geschehen ist, die Ergebnisse einer Gruppe von Autoren (SCHMIGELOW, MIHALKOVICS, LAULANIÉ, PRENANT), welche eine Autodifferenzierung der Genitalstränge aus dem Stroma ohne Zusammenhang mit den epithelialen Bestandteilen der Urogenitalanlage beschreiben, für unbewiesen erklären, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß die ersten Stadien der Entstehung der betreffenden Gebilde, auf denen sie entweder mit dem Keimepithel oder mit den Nierenkanälchen in Verbindung standen, übersehen wurde. Es blieben aber auch dann zwei kaum zu versöhnende Behauptungen: nach der einen wären die Genitalstränge Ab-

kömmlinge der Nierenkanälchen, nach der anderen würden sie vom Keimepithel stammen.

Die sorgfältigen Untersuchungen von ALLEN (1905) über die betreffenden Verhältnisse bei *Chrysemys* scheinen sicher festzustellen, daß die Bildung der Genitalstränge bei diesem Tier vom Keimepithel ausgeht. Es wird dabei vom Verfasser die Vermutung ausgesprochen, daß die von HOFFMANN (1889) für *Lacerta* beschriebenen und von den BOWMANschen Kapseln abgeleiteten Stränge keine Genitalstränge, sondern Anlagen der Nephrostomkanälchen („funnel-cords") seien. Und es entsteht ja in der Tat die Frage, ob die von verschiedenen Forschern bei Reptilien und Vögeln als Anlagen von Genitalsträngen beschriebenen Auswüchse der Nierenkanälchen (BRAUN, WELDON, SEMON, HOFFMANN) nicht eine andere Bedeutung haben (Teile des „Reteapparats"). Es mögen spätere Untersuchungen darüber entscheiden. Hier will ich nur darauf aufmerksam machen, daß diese Vermutung in einigen Fällen von vornherein ziemlich unwahrscheinlich erscheint.

Besonders dünkt mich in dieser Beziehung die Entwicklung der Genitalstränge bei *Tropidonotus* von Interesse zu sein, weil da, wie ich es aus der Schilderung von BRAUN (1877) entnehme, ihre Bildung verhältnismäßig spät beginnt, zu einer Zeit, wo die Genitalleiste von der Wand des Mesonephros scharf abgegrenzt ist. Infolgedessen läßt sich der Prozeß der Bildung der Genitalstränge viel klarer als bei anderen Sauropsiden beobachten. Die Richtigkeit der Abbildungen von BRAUN vorausgesetzt, kann es keinen Zweifel geben, daß die Genitalstränge im Anschluß an die BOWMANschen Kapseln angelegt werden und ganz allmählich bis zum First der Keimanlage wachsen. Dabei bekommen sie noch in der Nähe ihres Entstehungsortes die Form einer Blase und diese Form behalten sie bis zur Vereinigung mit dem Keimepithel am First der Genitalfalte, so daß man sicher sein kann, immer dasselbe Gebilde vor sich zu haben.

Die hier angeführten Ergebnisse von ALLEN *(Chrysemys)* einerseits und von BRAUN *(Tropidonotus)* andererseits zeigen schon, daß bei den Reptilien höchst verschiedene Bildungsmodi der Genitalstränge vorkommen. Ich lasse es jetzt dahingestellt, ob die herrschende Meinungsverschiedenheit über die entsprechenden Verhältnisse bei den Vögeln auf teilweise unrichtigen Beobachtungen beruht, oder der Ausdruck einer tatsächlichen Variation in der Entstehungsweise der Genitalstränge ist. Daß mit der letzteren Möglichkeit auch hier zu rechnen ist, erscheint nicht nur nach Analogie mit den am Frosch gemachten Erfahrungen, sondern auch infolge Tatsachen der früheren Entwicklungsgeschichte des Mesonephros naheliegend. Wie ich der Arbeit von SCHREINER (1902) entnehme, stehen bei den Vögeln: 1) der Teil der Seitenplatte, welcher später das Keimepithel bildet, 2) die Nierenkanälchen und 3) das Stroma in so innigen, genetischen Be-

ziehungen, daß es kein Wunder wäre, wenn die Genitalstränge bald als Derivate von dem einen, bald von dem anderen dieser Komponenten der Urogenitalanlage erscheinen würden.

Ich werde mich nicht mit den sogenannten „Genitalsträngen“ der Selachier hier näher beschäftigen, da diese kaum mit den gleichnamigen Gebilden der Batrachier und der Amnioten zu vergleichen sind. Sie stellen beim Männchen, wo sie ausschließlich auftreten, nur einen Teil des ausführenden Apparates des Hodens dar und sind wohl besser mit dem Rete testis der höheren Tiere zu vergleichen.

Differenzierung des Geschlechtes.

Nun wollen wir die von verschiedenen Autoren vorgeschlagenen Merkmale, nach denen man das Geschlecht an der Keimanlage der Amphibien zuerst erkennen kann, in bezug auf die von mir bei *Rana esculenta* gewonnenen Resultate prüfen.

Die Ausbildung eines primären Genitalraumes beim Weibchen im Gegensatz zum Männchen (GEMMILL, 1896; KING, 1908) wäre für unsere NR. I ein leidliches Mittel, die Geschlechter sehr frühe zu unterscheiden. Zwar haben wir gesehen, daß der primäre Genitalraum auch im künftigen Hoden nicht fehlt. Aber in diesem Fall ist dieser Raum im Vergleich zum Ovarium so schwach entwickelt, daß es zu einer Verwechslung der Geschlechter wegen desselben kaum kommen könnte. Sobald wir aber dieses Kriterium auf die NR. IIa anwenden wollen, läßt es uns vollständig im Stich. Denn, wie ich gesagt habe, bildet sich der primäre Genitalraum in dieser Entwicklungsreihe auf die gleiche Weise bei den männlichen Individuen (vergl. Fig. 42, ♂ mit Fig. 41, ♀). Ebensowenig würde dieses Zeichen uns bei der intermediären Reihe nützen, weil es da überhaupt nicht zur Ausbildung eines gut entwickelten, primären Genitalraumes kommt.

Die Ausbildung des sekundären Genitalraumes beim Weibchen (HOFFMANN, 1886) kann in unserer NR. I und NR. IIa als Merkmal für die Bestimmung des Geschlechtes auf früheren Stadien dienen. Es ist aber nicht mehr der Fall in der NR. IIb. Wir finden da nämlich einerseits Männchen, welche durch Umwandlung aus weiblichen Larven entstanden sind, bei welchen typische, sekundäre Genitalräume vorhanden sind (Fig. 51). Andererseits sind auch bei solchen Kaulquappen, welche von Haus aus männlich gewesen sind, ganz unzweifelhafte, sekundäre Genitalräume in der charakteristischen Anordnung vorhanden (s. p. 129, Textfig. 7). Wir wissen ferner, daß die sekundären Genitalräume auch in der Spätbefruchtungsreihe, wo ausschließlich Männchen vorkommen, im Laufe der Hodenentwicklung auftreten (Fig. 53). Endlich könnte das Merkmal uns

auch in der intermediären Reihe nichts helfen, weil da die sekundären Genitalräume bei den künftigen Männchen und Weibchen gleich stark entwickelt sind, solange der Zustand der PFLÜGERschen Hermaphroditen dauert (Fig. 67—69), und auch während der Umbildung der letzteren in männliche Tiere eine Zeitlang bestehen bleibt (Fig. 70—71, 73).

Die früh eintretende Nesterbildung beim Weibchen (DUSTIN, 1907) ist kein gutes Merkmal für die Unterscheidung der Geschlechter. In der intermediären Entwicklungsreihe werden die Keimzellnester bei allen Individuen zu gleicher Zeit gebildet. In den NR. I und IIa ist das Geschlecht auf eine andere Weise viel früher zu bestimmen.

Wir wollen jetzt die fünf Merkmale, die als Mittel, am frühesten das Geschlecht zu bestimmen, von BOUIN (1901) vorgeschlagen worden (s. p. 87) sind, prüfen. 1) Was die verschieden starke Ausbildung der Genitalstränge in den beiden Geschlechtern betrifft, so war auf den früheren Stadien bei *Rana esculenta* nichts davon zu merken. 2) Das Keimepithel haben wir in einigen Fällen (NR. IIa) in der Tat beim Weibchen (Fig. 41) stärker entwickelt gefunden, als beim Männchen (Fig. 42). In anderen Fällen scheint dagegen das Keimlager im männlichen Geschlechte mächtiger zu sein (vergl. Fig. 17, ♂ mit der Fig. 19, ♀). 3) In dem Verhalten der Kerne der Keimzellen konnte ich keine solchen Unterschiede finden, wie sie von BOUIN angegeben werden (rege Knospung der Kerne beim Männchen, rege mitotische Teilungen beim Weibchen). 4) Auch die verschieden scharfe Abgrenzung der Zellleiber in den Nestern beider Geschlechter ist schon deshalb nicht als ein Zeichen der Geschlechtsdifferenzierung anzusehen, weil es beim Männchen überhaupt keine Nester im ersten Jahre des Lebens gibt. 5) Merkliche Unterschiede in der Intensität des Eiausstoßungsprozesses in den beiden Geschlechtern kamen bei *Rana esculenta* nicht zum Vorschein.

Ein früheres Auftreten des Auxocytenstadiums beim Weibchen (NUSSBAUM, 1880; SEMON, 1891) findet auch bei *Rana esculenta* in den geschlechtlich differenzierten Kulturen statt, allerdings erst, wenn das Geschlecht bereits mit Hilfe anderer Zeichen mit Sicherheit zu bestimmen ist. Bei den intermediären Formen entstehen aber die Auxocyten ebenso früh bei den künftigen Männchen, wie bei den Weibchen.

Wenn man die betreffenden Angaben von GÖTTE (1875) dem jetzigen Zustande unserer Kenntnisse gemäß interpretiert, so gibt er an, 1) daß die Zellnester („Follikel") der Weibchen sich weiter, als diejenigen der Männchen entwickeln, und 2) daß die männlichen Zellnester zu Hodenampullen verschmelzen. Da, wie ich schon soeben hervorgehoben habe, bei den typischen

Männchen keine Zellnester während des ersten Lebensjahres gebildet werden, sind die Behauptungen von GÖTTE unhaltbar.

Wir sehen also, daß keines von den besprochenen Kriterien, welche für die Bestimmung des Geschlechtes bei den Batrachiern auf möglichst frühen Stadien vorgeschlagen wurden, für alle Fälle der Entwicklung der Keimanlage bei *Rana esculenta* anwendbar ist. Jetzt wollen wir versuchen, die im Laufe dieser Arbeit festgestellten Tatsachen in bezug auf das Vorhandensein eines solchen allgemeinen Kriteriums zu prüfen.

Ein solches ist in dem Verhalten der Genitalstränge gegeben. Bei dem Weibchen bleiben sie bis zur Geschlechtsreife steril, beim Männchen nehmen sie an der Bildung des Keimgewebes teil. Ein Tier ist als männlichen Geschlechtes zu bezeichnen, sobald seine Genitalstränge sich in bezug auf die Keimzellenbildung als produktiv erweisen. Wollen wir die allgemeine Gültigkeit dieser Formel für alle Einzelfälle der Keimdrüsenentwicklung bei *Rana esculenta* näher begründen.

In den NR. I, IIa und IIb haben wir gesehen, daß beim Weibchen die Genitalstränge sehr früh beginnen, sekundäre Genitalräume auszubilden (Fig. 41), indem das Embryonalgewebe derselben allmählich zu einem Endothel wird, in welchem nie Keimzellen wahrzunehmen sind. Beim Männchen dagegen, wo die Genitalstränge gewöhnlich kompakt bleiben, treten in denselben bald Spermatogonien auf und ihr Embryonalgewebe wird allmählich zu einem typischen Keimgewebe (Fig. 40, 42), welches mit dem primären Keimgewebe der Genitalanlage verschmilzt (Fig. 18, 44).

In der Spätbefruchtungsreihe, wo lauter Männchen entstehen, gibt es überhaupt kein primäres Keimgewebe (47, 48). In einem gewissen Moment der Entwicklung wird das Keimgewebe ausschließlich aus den Derivaten der Genitalstränge gebildet, während das periphere Epithel steril bleibt (Fig. 60 und 61).

In den intermediären Reihen behält die Anlage längere Zeit den weiblichen Charakter, indem die Genitalstränge steril bleiben und im primären Keimgewebe Ovogoniennester und Auxocyten entstehen. In der indifferenten Spätbefruchtungsreihe geht die Umbildung der Keimanlage in einen Hoden auf die Weise vor sich, daß das periphere Keimgewebe zugrunde geht und ein neues aus dem gewucherten Endothel der sekundären Genitalräume, d. h. aus dem Derivate der Genitalstränge entsteht (Fig. 70—72). Der Vorgang der intermediären NR. verläuft insofern etwas anders, als die Hauptmasse des männlichen Keimgewebes nicht von dem Endothel der sekundären Genitalräume, sondern aus einem aufs neue von der Niere eingewanderten Embryonalgewebe gebildet wird (Fig. 73, 74). Es ist aber kaum ein prinzipieller Unterschied in den zwei Modi der Bildung des

männlichen Keimgewebes zu erblicken, da dasselbe in den beiden Fällen in letzter Instanz aus dem nephrogenen Gewebe des WOLFFschen Körpers stammt.

Endlich handelt es sich in dem von mir beobachteten Prozesse der Umbildung einer weiblichen Genitalanlage in eine männliche in der NR. IIb um eine Keimgewebsbildung aus dem Endothel der sekundären Genitalräume unter Verschwinden des primären Keimgewebes (Fig. 49—51).

Wir sehen also in der Tat, daß das Schicksal der Genitalstränge uns in allen Fällen ein sicheres Kriterium gibt, um die eintretende Geschlechtsdifferenzierung in der männlichen Richtung zu erkennen. Bei den Weibchen liegen die Dinge nicht so einfach, weil die Genitalstränge längere Zeit steril bleiben (z. B. bei den intermediären Formen) und erst später sich in Keimgewebe umwandeln können.

Die Schemata (Textfig. 12, A, B, C) sollen den verschiedenen Anteil des primären Keimgewebes (Keimepithels) einerseits und der Genitalstränge [1]) andererseits in der Ausbildung des funktionierenden Keimgewebes der definitiven Keimdrüse in den verschiedenen von mir beobachten Entwicklungsreihen illustrieren.

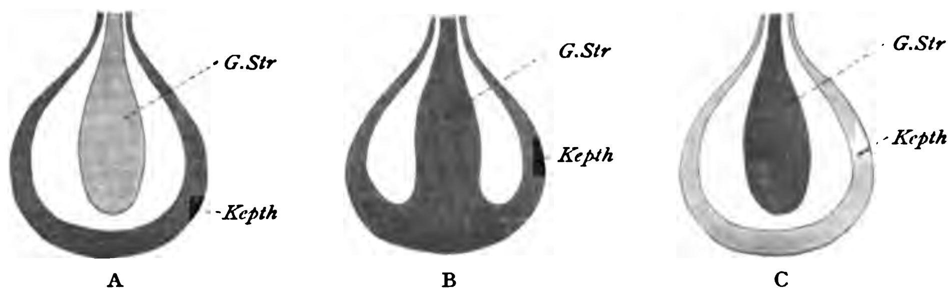


Fig. 12. A ♀ in den NR. und den IR. B ♂ in der NR. C ♂ in der SpR. und den IR. *G.Str* Genitalstrang. *Kepth* Keimepithel.

Dabei ist der Teil der Keimanlage, welcher keinen Anteil an der Bildung des definitiven Keimgewebes nimmt, in einem hellen Ton wiedergegeben, derjenige, welcher es tut, in einem dunklen Ton. Da sehen wir, daß alle beobachteten Fälle sich in drei Abteilungen unterbringen lassen, welche durch die Schemata A, B und C charakterisiert sind. Die letzteren können in eine Reihe geordnet werden, deren extreme Glieder durch die ausschließliche Teilnahme des Keimepithels (A, Weibchen in den NR. und in der indermediären Reihe) oder der Genitalstränge (C, Männchen in der Spätbefruchtungsreihe und in den intermediären Reihen) an der Bildung des definitiven Keimgewebes der Drüse ausgezeichnet sind. In dem mittleren Gliede (B, Männchen in den Normalreihen) nehmen beide Hauptbestandteile der Genitalanlage an der Bildung des definitiven Keimgewebes teil.

1) Oder der von neuem eingewanderten Portion des Embryonalgewebes in der intermediären NR.

Ich glaube, nach allem Gesagten wird klar sein, daß die in der historischen Uebersicht von mir ausführlich referierten Ansichten von v. WITTICH (1853) über die Differenzierung des Geschlechtes bei Batrachiern im großen und ganzen das Richtige treffen. Denn er hat zweifellos die zwei Hauptbestandteile der undifferenzierten Keimanlage — Keimepithel und Genitalsträngekomplex — streng zu unterscheiden gewußt und die verschiedene Rolle derselben für den Aufbau der definitiven Keimdrüse je nach dem Geschlecht ganz richtig erkannt. Somit ist er der einzige von meinen Vorgängern gewesen, welcher das richtige allgemeine Kriterium für die Geschlechtsdifferenzierung der Batrachier gefunden hat. Man kann nicht ohne das Gefühl der Ehrfurcht und Bewunderung an das hervorragende Beobachtungstalent und die Intuitionsfähigkeit des Königsberger Forschers denken, welcher, ohne andere Reagentien zur Verfügung zu haben, als Weingeist und Natronlösung, ohne zu färben, ohne andere Instrumente als Präpariernadeln und Skalpell benützen zu können, Tatsachen gesehen und verstanden hat, die nachher viele Jahrzehnte lang trotz Anwendung aller Hilfsmitteln der modernen mikroskopischen Technik von so vielen verkannt und übersehen wurden.

Die Ergebnisse v. WITTICHs lassen sich durch das Schema A (der Textfig. 12) für das weibliche Geschlecht und C für das männliche bildlich darstellen. Der auf dem Schema B veranschaulichte Fall, wo auch das Keimepithel („periphere Zellschicht") an der Bildung des definitiven Keimgewebes im Hoden teilnimmt, wurde von ihm nicht beobachtet. Und gerade dieser Fall erlaubt uns nicht, von einem rein weiblichen und rein männlichen Teile jeder nicht differenzierten Keimanlage zu sprechen, wie es v. WITTICH getan hat. Es gibt einen rein männlichen Teil der Anlage — die Genitalstränge, und einen vorwiegend weiblichen — das Keimepithel.

Durch das Betrachten des Vorganges der Geschlechtsdifferenzierung in allen von mir untersuchten Fällen gewinnt man den Eindruck, als ob der Prozeß der Differenzierung des Mutterbodens, aus welchem das definitive Keimgewebe in jedem Geschlecht entsteht, bei den Batrachiern in vollem Gange wäre, aber die letzte Etappe noch nicht in allen Fällen erreicht wäre.

Wir wollen jetzt die übrigen Wirbeltiere zum Vergleich heranziehen und sehen, wie es bei ihnen mit der Geschlechtsdifferenzierung steht. Zuerst werde ich die Verhältnisse bei den Amnioten betrachten, wo die beiden Hauptbestandteile der Keimanlage der Batrachier — Keimepithel und Genitalstränge — in der Entwicklung auftreten.

Wir haben gesehen, was für eine große Meinungsverschiedenheit in der Frage nach der Herkunft der Genitalstränge bei den Amnioten herrscht. Was

aber das Schicksal derselben betrifft, stimmen so gut wie alle Forscher seit BORNHAUPT (1867) darin überein, daß die Genitalstränge beim Männchen immer erhalten bleiben und in der Bildung des definitiven Hodenparenchyms eine wichtige Rolle spielen, während sie beim Weibchen bald ganz verschwinden, bald mehr oder weniger reduziert werden. In dieser Beziehung sind also die Verhältnisse bei den Amnioten mit denen der Batrachier identisch, wie es aus den oben angeführten Resultaten meiner Untersuchungen über *Rana esculenta* folgt. Es ist nun das Schicksal des Keimepithels in den beiden Geschlechtern bei den Amnioten zu prüfen.

Wenn wir uns auf den Standpunkt von JANOŠIK, ALLEN, SAINMONT etc. stellen wollen und die Bildung der Genitalstränge der Amnioten vom Keimepithel annehmen, so wird das letztere nach der Entstehung der Genitalstränge einen anderen morphologischen Wert haben, als vorher. Deshalb müssen wir ein primäres und sekundäres Keimepithel unterscheiden, ebenso wie man primäres und sekundäres Ento- resp. Ektoderm in der Keimblätterlehre auseinanderhält. Auch in anderen Fällen, wo der Entstehungsmodus der Genitalstränge weniger klar oder strittig erscheint, werden wir sicherheitshalber das Keimepithel, sobald die Genitalstränge ausgebildet sind, sekundär heißen. Nun stimmen alle Forscher darin überein, daß in der Hodenanlage der Amnioten die Genitalstränge sehr früh vom sekundären Keimepithel durch eine feste Tunica albuginea abgetrennt werden. Dieses letztere reduziert sich allmählich zu einer dünnen Tunica serosa. In dem jungen Ovar dagegen zeigt es eine erhöhte Bildungstätigkeit und gibt durch Proliferation den sogenannten „PFLÜGERschen Schläuchen" (Säuger: JANOŠIK, 1885 und 1890; v. WINIWARTER, 1900; ALLEN, 1904; SAINMONT, 1905; v. WINIWARTER und SAINMONT, 1909; Reptilien: ALLEN, 1905; Vögel: JANOŠIK, 1890) oder sogar noch einer Generation von Auswüchsen (v. WINIWARTER und SAINMONT, 1909) den Ursprung.

Wir sehen also, daß auch das Schicksal des Keimepithels bei Batrachiern demjenigen der Amnioten in den beiden Geschlechtern meistens ähnlich ist. Es verkümmert im Hoden und entwickelt sich weiter im Ovar. Nur in dem Fall der Entwicklung der männlichen Keimanlage in den NR. von *Rana esculenta* nimmt das Keimepithel an der Bildung des Hodenparenchyms teil.

Sehr eng knüpft sich an die Frage nach dem Schicksal der zwei Hauptbestandteile der Keimanlage der höheren Wirbeltiere in den beiden Geschlechtern eine andere: **sind die Spermatocyten und Ovocyten bei einer und derselben Art gemeinsamen oder verschiedenen Ursprungs?**

Es genügt, die Schemate A und C (s. p. 169, Textfig. 12) zu vergleichen, um zu sehen, daß die definitiven Keimzellen in den zwei Geschlechtern in diesen Fällen aus

zwei verschiedenen Quellen stammen: die weiblichen — vom Keimepithel, die männlichen — von den Genitalsträngen, die Abkömmlinge des nephrogenen Gewebes sind. Es ist also einleuchtend, daß die Spermatogonien der SpR. und der IR. den Ovogonien der NR. und der IR. keineswegs homolog sind. Andererseits sehen wir aus dem Vergleich des Schemas B mit den zwei anderen A und C, daß ein Teil der Spermatogonien des Hodens in der NR. den Ovogonien derselben Reihe sowie der intermediären Reihe doch homolog erscheint.

Was die Amnioten anbelangt, so hat zuerst WALDEYER (1870) die Herkunft der Spermatogonien und Ovogonien aus zwei verschiedenen Quellen, den Genitalsträngen bezw. dem Keimepithel behauptet. Nachdem aber SEMPER (1875) die einheitliche Herkunft der beiderlei Elemente für die Plagiostomen festgestellt hatte, wurden seine Ergebnisse auch auf die höheren Wirbeltiere übertragen (BRAUN, 1877; NUSSBAUM, 1880), so daß WALDEYER selbst (1887) bald von der Homologie der Keimelemente in den beiden Geschlechtern überzeugt wurde, und diese Lehre fast allgemeine Anerkennung fand. Auch in den Fällen, wo eine Bildung der Genitalstränge von den Nierenkanälchen oder im Stroma angenommen wurde, sollten die Keimzellen aus dem Keimepithel hineingewandert sein und die einzigen Vorfahren der Spermatocyten darstellen. Nur vereinzelte Stimmen stellten die Homologie der weiblichen und männlichen Keimzellen in Abrede (JANOŠIK, 1885, 1890) oder ließen wenigstens die Frage noch offen (PRENANT, 1889).

Um die Homologie der beiderlei Keimprodukte zu beweisen, müßte man feststellen: 1) daß die in den Genitalsträngen auftauchenden Keimelemente von dem Keimepithel stammen, und 2) daß sie und nur sie die Vorfahren aller Spermatogonien sind. Andererseits, um diese Homologie leugnen zu können, müssen wir zeigen: 1) daß die Genitalstränge, im Moment, wo sie von dem Keimepithel durch die Tunica albuginea abgetrennt werden, keine Keimelemente enthalten oder 2) daß die zu dieser Zeit vorhandenen und mutmaßlich aus dem Keimepithel stammenden Gonocyten alle früher oder später zugrunde gehen, wobei von Seite der kleinen Elemente der Genitalstränge um Ersatz gesorgt wird.

Der erste Beweis ist selbstverständlich viel schwieriger zu erbringen, schon deshalb, weil dazu die detaillierte vollständige Entwicklungsgeschichte der Hodenanlage für die betreffende Art vom Moment der Bildung der Genitalstränge bis zur Geschlechtsreife zu verfolgen wäre, was meines Wissens in keinem Fall geschehen ist. Wir wollen jetzt sehen, was für Beweismaterial gegen die Homologie der Keimelemente vorliegt.

Säuger. EGLI (1876) hat überhaupt keine Keimzellen in den Genitalanlagen des Kaninchens gefunden, so lange die Genitalstränge mit dem [sekundären] Keimepithel in Verbindung stehen, und dasselbe wird von JANOŠIK (1885) für die Katze behauptet. SKROBANSKY (1903) findet bei dem Schwein, daß die zuerst

auftretenden Keimzellen schon bei 3 cm großen Embryonen fast ganz verschwinden, um nachträglich in den Genitalsträngen resp. PFLÜGERschen Schläuchen wieder gebildet zu werden. Dasselbe wird von ALLEN (1904) für das Schwein und das Kaninchen bestätigt, von v. WINIWARTER und SAINMONT (1909) für die Katze. POPOFF (1909) findet nach eingehenden Untersuchungen der späteren Entwicklungsstadien des Hodens von verschiedenen Säugetieren, daß die älteren Generationen von Spermatogonien der Degeneration anheimfallen, und daß die definitiven Keimzellen aus den indifferenten Elementen der Samenkanälchen (Derivate der Genitalstränge) neugebildet werden.

Wenn man alle soeben angeführten Tatsachen zusammenstellt, kann man nicht umhin, den Schluß daraus zu ziehen, welchen JANOŠIK schon im Jahre 1885 ausgesprochen hat: „Was nun die Homologie zwischen Samen und Ei anbelangt, so besteht keine komplette Homologie zwischen beiden. Sperma entwickelt sich in Epithelsträngen, später Kanälchen, welche durch die primäre Einstülpung des Keimepithels entstanden sind. Das Ei entwickelt sich in Strängen, welche durch sekundäre, von den primären ganz oder teilweise getrennte Einstülpungen entstanden sind."

Vögel. Auch in dieser Gruppe hat POPOFF (1909) den massenhaften Untergang der älteren Generationen der Spermatogonien und eine rege Neubildung derselben aus den Paragonien bei verschiedenen Arten beobachtet, was mit den früheren Angaben von LOISEL (1900) im Einklang steht. Es ist also höchst wahrscheinlich, daß auch bei den Vögeln die definitiven Spermatogonien ausschließlich aus den indifferenten Elementen der Genitalstränge stammen.

Reptilien. MIHALKOVICS (1885) hat für *Lacerta* gefunden, daß die bei kleineren Embryonen häufigen Urkeimzellen immer seltener werden und bei 12—14 mm langen kaum zu finden sind. Es soll ein neuer Schub von Keimzellen in den Genitalsträngen zu einer Zeit entstehen, wo die letzteren vom Keimepithel durch zwischengelagertes Stroma getrennt sind. POPOFF (1909) gibt an, daß in den Samenkanälchen von verschiedenen Reptilien eine große Zahl von Keimzellen im Laufe der Entwicklung degeneriert und eine Umwandlung der Paragonien in Spermatogonien stattfindet. Trotzdem hält er nicht für ausgeschlossen, daß die definitiven Spermatogonien teilweise auch von den zuerst vorhandenen Keimelementen stammen.

Wir sehen also, daß nach dem jetzigen Zustande unserer Kenntnisse, die weiblichen und männlichen Keimzellen bei den Säugern und Vögeln aus zwei verschiedenen Quellen stammen. Dasselbe habe ich für einige Entwicklungsreihen bei dem Frosch gefunden. In den NR. dagegen wird ein Teil der Spermatogonien aus dem Keimepithel, also auf Kosten

der sonst weiblichen Region der Keimanlage, gebildet. Dasselbe scheint, nach den Angaben von POPOFF, auch bei den Reptilien der Fall zu sein.

Alle diese Tatsachen können, meiner Meinung nach, so aufgefaßt werden, daß in der Reihe der Wirbeltiere der Prozeß der Differenzierung des Ausgangsmaterials für die Bildung der weiblichen und männlichen Keimzellen in allen seinen Etappen zu beobachten ist. Bei den Fischen stammen beiderlei Elemente aus dem Keimepithel. Bei den Batrachiern hat in allen Fällen (nach *Rana esculenta* zu beurteilen) das Gewebe der Genitalstränge wenigstens einen Teil der Produktion der männlichen Keimzellen übernommen, in einzelnen Fällen sogar die ganze Produktion derselben. Ein Teil der Spermatogonien wird auch bei Reptilien in den Genitalsträngen neugebildet. Bei den Vögeln und Säugetieren ist die Bildung der definitiven männlichen Keimelemente zu einem Monopol der Genitalstränge geworden, und zugleich eine strenge Durchführung des Prinzips von der verschiedenen Abstammung der Spermatogonien und Ovogonien erreicht worden.

Vergleichen wir die Zustände bei den höheren Wirbeltieren mit denjenigen der Fische, so kommt der konservative Charakter der weiblichen Keimanlage deutlich zum Vorschein: die Quelle, aus welcher sie das Material für die Bildung der Keimelemente schöpft (Keimepithel), ist bis zu den Säugern hinauf dasselbe geblieben, wie bei den Fischen. Bei dem Männchen haben dagegen die Genitalstränge allmählich die Produktion des definitiven Keimgewebes übernommen, während das sekundäre Keimepithel reduziert wurde. Wir haben hier einen schönen Fall der Substitution eines Organs (Keimepithel) durch ein neues funktionell gleichwertiges (Genitalstränge).

Was ist nun der Grund dieser Substitution gewesen? Wir werden uns kaum täuschen, wenn wir annehmen, daß es sich darum handelt, auf möglichst frühen Stadien für die bezüglich der Stoffe und der Form verschiedenen Keimprodukte in den beiden Geschlechtern verschiedene, möglichst günstige spezielle Existenzbedingungen zu schaffen.

Die ersten Andeutungen dieses Prozesses sind vielleicht in der Bildung der Vorkeimstränge bei Selachiern zu sehen, welche nur beim Männchen vorkommen und das Hodenparenchym bilden. In dieser Beziehung können sie mit gewissem Recht mit den Genitalsträngen der höheren Tiere verglichen werden.

Bei den anderen Fischen (außer den Selachiern) besteht die erste Differenzierung des Geschlechtes darin, daß entweder die Geschlechtszellen als männliche resp. weibliche Auxocyten zu unterscheiden sind, oder bald in der Form der Drüse, bald in dem Charakter der Ausführungswege sichere Merkmale für die Bestimmung des Geschlechtes gegeben sind.

Die Spätbefruchtung als geschlechtsbestimmender Faktor.

Die von mir durch die Anwendung der von PFLÜGER und R. HERTWIG ausgearbeiteten Methode der verspäteten Befruchtung gewonnenen Resultate bieten ein gutes Gegenstück zu den schon oben besprochenen Ergebnissen des letztgenannten Forschers. Es gelang mir nämlich aus Eiern, welche ungefähr die gleiche Zahl von Männchen und Weibchen gegeben hätten, wie es die parallele Normalkultur beweist, lauter Männchen zu bekommen. Die Sterblichkeit war dabei so minimal (4—6 Proz.), daß sie überhaupt keinen schätzbaren Einfluß auf die definitiven Geschlechtsverhältnisse in beiden Kulturen hätte spielen können, auch wenn alle abgestorbenen Tiere eines Geschlechtes gewesen wären. Die Zahl der in Bezug auf die Sexualität geprüften Tiere (111 in der Normalkultur, 300 in der Spätbefruchtungskultur) läßt keinen Zweifel darüber, daß die konstatierten Prozentverhältnisse der beiden Geschlechter einen reellen Wert haben.

Wir wollen die HERTWIGschen Resultate und die meinigen tabellarisch zusammenstellen. Dabei werden wir die Zahl der Männchen in Prozenten zu der Zahl aller Individuen der Kultur ausdrücken und den Grad der Ueberreife der Eier in Stunden angeben, welche zwischen der ersten (normalen) Befruchtung und den folgenden Befruchtungen verflossen sind.

No.		Nach der ersten spontanen Befruchtung								
		0 Std.	6 Std.	18 Std.	24 Std.	36 Std.	42 Std.	54 Std.	64 Std.	89 Std.
1	R. HERTWIG (1907)	58 %	54 %	—	55 %	—	—	87 %	—	—
6	do.	49 %	—	—	—	58 %	—	59,5 %	—	—
10	do.	48,5 %	—	37 %	—	—	50 %	—	88 %	—
1 u. 2	KUSCHAKEWITSCH	53 %	—	—	—	—	—	—	—	100 %

Es ergibt sich ganz unzweideutig, daß *die Sexualitätsverhältnisse von dem Reifegrad der Eier in hohem Maße abhängig sind und daß eine genügende Ueberreife der Eier zur Bildung von rein männlichen Kulturen führt.*

Es frägt sich nun, ob diese auf statistischem Wege gewonnenen Resultate für die Erklärung der Geschlechtsbestimmung in *normalen* Kulturen zu verwenden sind, wie es R. HERTWIG (1907) meint: „Wenn aus dem Gelege eines Frosches sowohl Männchen als Weibchen entstehen, so wäre das so zu erklären, daß die Eier zur Zeit, in der sie vermöge der Umarmung des Weibchens durch das Männchen aus dem Ovar in den Uterus treten, sich auf verschiedenen Altersstadien befinden". Wir wollen sehen, inwiefern die histogenetischen Befunde mit diesem Satz in Uebereinstimmung stehen.

Im Laufe meiner Untersuchungen hat es sich herausgestellt, daß die Hodenanlagen sich in der Spätbefruchtungskultur No. 2 ganz anders, als in der parallelen Normalkultur No. 1 entwickelten. Die abweichenden Merkmale im ersteren Fall sind die folgenden: 1) das Fehlen der primären Gonocyten, 2) die Hemmung in der Entwicklung der sekundären Gonocyten und 3) die Bildung des ganzen Hodenparenchyms ausschließlich aus den Genitalsträngen.

Daß es sich da wirklich um eine feste Regel handelt, ist schon daraus zu schließen, daß sowohl PFLÜGER (1882) als R. HERTWIG (1906) eine Rudimentierung der Genitalanlagen als Folge der verzögerten Befruchtung beobachteten, obgleich diese Forscher keine detaillierten histologischen Untersuchungen der betreffenden Organe machten.

Als ich kleine Stichproben aus den vielen Kulturen, welche im Jahre 1908 von Herrn Prof. R. HERTWIG gezüchtet wurden, in Bezug auf die Struktur der Keimanlagen an sehr jungen Stadien genau untersuchte, fiel es mir auf, daß in 5 Kulturen (s. Protokollauszüge, No. 11—15) die Keimdrüsenrudimente den Spätbefruchtungstypus zeigten, genau wie ich es für meine vorjährige Kultur No. 2 beobachtet hatte, welche sich als eine rein männliche erwies. Ich sprach dann die Vermutung aus, daß es sich auch in diesem Fall um stark überreife Eier handelte, obgleich die Protokolle von Herrn Prof. HERTWIG keine Anhaltspunkte für eine solche Annahme enthielten. Und in der Tat, die genannten Kulturen haben sich nach der Metamorphose als fast rein männlich erwiesen (Prozentsatz der ♂: 96, 99, 100, 98, 98 Proz.).

Der von mir für die Kultur 2 beschriebene Entwicklungsmodus der Keimdrüse scheint also die notwendige Folge einer genügenden Ueberreife der Eier zu sein und mit großer Sicherheit zur Bildung von Männchen zu führen.

Es kann nun auf den ersten Blick erscheinen, als ob die Verschiedenheit in der Entwicklung des Hodens in der normalen Kultur einerseits und in der entsprechenden Spätbefruchtungskultur andererseits gegen die Annahme spräche, daß in den beiden Fällen dieselben Faktoren die Ausbildung der undifferenzierten Keimanlage zum Hoden verursachen. Ein genauerer Vergleich der betreffenden Verhältnisse in den zwei parallelen Kulturen (No. 1 und 2) stellt die Sache in einem anderen Lichte dar. Hier wie dort treffen wir dasselbe für die Geschlechtsbestimmung in der männlichen Richtung so charakteristische, bei allen höheren Wirbeltieren sich wiederholende Merkmal: das Ueberhandnehmen der Genitalstränge. Betrachten wir die drei Schemata A, B und C der Textfig. 12 (p. 169), so können wir uns leicht überzeugen, daß die Spätbefruchtung nur noch mehr den Unterschied ausprägt, welcher zwischen dem ♂ NT. (B) und dem ♀ NT. (A) besteht; bei den Weibchen produziert das Keimepithel alle Keimelemente, bei

den „normalen" Männchen wird ein großer Teil desselben von den Genitalsträngen gebildet, bei den „Spätbefruchtungsmännchen" (C) alle Keimelemente.

Wie ich schon oben auseinandergesetzt habe, bilden die durch die genannten drei Schemata illustrierten Verhältnisse eine Reihe von Etappen des Prozesses der Uebernahme der Keimzellenproduktion durch die Genitalstränge. Und es ist natürlich anzunehmen, daß der Uebergang von der weiblichen Anlage zu der „normalen" männlichen (von A zu B auf den Schemata) durch dieselbe Ursache in der Natur bewirkt sein kann, wie in unserem Experiment der prinzipiell ähnliche Uebergang von der Keimanlage der „normalen" Männchen zu derjenigen der „Spätbefruchtungsmännchen" (von B zu C auf den Schemata), nämlich durch die Veränderung des Reifegrads.

Wenn wir mit R. HERTWIG (1907) annehmen, daß die Eier desselben Geleges beträchtliche Unterschiede des Reifegrades aufweisen, so kann es auffallend erscheinen, daß ich in meiner Spätbefruchtungskultur No. 2 nicht einmal vereinzelte Hodenanlagen nach dem „Normaltypus" finden konnte. Diese Tatsache läßt sich, glaube ich, auf die große Verzögerung der Befruchtung zurückführen, welche in diesem Versuch herbeigeführt wurde. Infolgedessen erreichten auch die ursprünglich am wenigsten reifen Eier einen Grad der Ueberreife, bei welchem lauter Männchen mit „Spätbefruchtungshoden" entstehen.

Es frägt sich nun, was eigentlich das Primäre in der geschlechtsbestimmenden Wirkung der Ueberreife auf die Keimanlage ist? Wenn man die junge indifferente Keimfalte aus der Normalreihe (Fig. 11) mit dem entsprechenden Stadium aus der Spätbefruchtungsreihe (Fig. 12) vergleicht, so fällt gleich die Verkümmerung der Genitalanlage im letzteren Fall auf. Durch den Vergleich der späteren Stadien in den beiden Entwicklungstypen (NT. und SpT.) überzeugt man sich, daß durch die verzögerte Befruchtung die Bildung der vorwiegend weiblichen Bestandteile der Keimanlage — des Keimepithels — vollständig unterdrückt wird. Die Entwicklung der Genitalstränge, welche gewissermaßen das männliche Prinzip der Keimanlage vertreten, erweist sich auch zuerst als stark gehemmt, da eine Zeitlang weder ihre Umbildung in Keimgewebe, noch die Entstehung von sekundären Genitalräumen in derselben eintritt. Später erholen sich aber die Genitalstränge vollständig und entwickeln eine desto regere Bildungstätigkeit (Auftritt der sekundären Genitalhöhlen und der Spermatogonien). Wir sehen also, daß die beiden Hauptbestandteile der Keimanlagen durch die Ueberreife der Eier beeinträchtigt werden, und daß nur die Genitalstränge die Fähigkeit haben, sich nachträglich zu erholen.

Wir haben gesehen, daß alle Amnioten eine im Prinzip ähnlich gebaute indifferente Genitalanlage besitzen, wie die Batrachier. Die Geschlechtsdifferen-

zierung ist ebenfalls auf die Resultate des Wettbewerbes zwischen dem sekundären Keimepithel und den Genitalsträngen zurückzuführen. Wenn nur die Ueberreife der Eier dieselbe hemmende Wirkung auf diese Hauptbestandteile der Keimanlage ausübt, wie es beim Frosch zu konstatieren war, so ist es sehr wohl möglich, daß die Spätbefruchtung sich auch bei den Amnioten als geschlechtsbestimmend in der männlichen Richtung erweist.

Was aber die niederen Wirbeltiere betrifft, bei welchen das Keimepithel männliche wie weibliche Elemente produziert, oder gar die Wirbellosen, so haben wir hier vorläufig keine Anhaltspunkte, um die für *Rana* gewonnenen Resultate auf diese Gruppe zu übertragen. Es läßt sich vorläufig gar nicht sagen, ob die Spätbefruchtung eine spezifische Wirkung auf die kompliziert gebaute Keimanlage der höheren Wirbeltiere hat, oder ob es sich um einen allgemeinen Einfluß der Ueberreife der Eier auf die Geschlechtsbestimmung handelt.

Wir haben die große Bedeutung der Ueberreife der Eier für den Entwicklungsgang der Genitalanlage bei *Rana esculenta* kennen gelernt. Diese Tatsache ist besonders interessant, weil die Spätbefruchtungstiere aus der Kultur No. 2 scheinbar keine sonstigen Unterschiede von denen der parallelen Normalkultur No. 1 aufweisen. Es scheinen überhaupt einzelne Faktoren höchst verschieden die Keimanlagen und den übrigen Körper zu beeinflussen. Es ist z. B. eine wohlbekannte Tatsache, daß bei manchen Tieren die Sterilität durch die Gefangenschaft bedingt wird, obgleich dieselben in gutem Gesundheitszustande bleiben und den Geschlechtstrieb nicht einbüßen. Ebenso sind die Hybriden vielfach steril, während sie sonst gesund und kräftig erscheinen. Andererseits erweisen sich die Geschlechtsorgane manchmal der Wirkung von äußeren Agentien gegenüber viel resistenter, als die somatischen Körperteile. So fand NUSSBAUM (1880), daß bei hungernden Kaulquappen die Genitalanlagen sich normal ausbildeten, während der übrige Körper im Vergleich mit demjenigen der gut gefütterten Tiere eine mangelhafte Entwicklung zeigte[1]). MIESCHER (1880) hat gezeigt, daß beim höchsten Grad von Inanition des Rheinlachses seine Keimdrüsen eine mächtige Entwicklung behalten. MORPURGO (1888) berichtet, daß die mitotischen Teilungen bei Hungerversuchen am längsten in den Keimdrüsen von Kaninchen zu treffen sind. E. SCHULTZ (1904) beobachtete endlich, daß die männlichen Keimdrüsen der hungernden *Planaria lactea* sich am widerstandsfähigsten erweisen.

Schon im Laufe der Untersuchungen von R. HERTWIG hat sich herausgestellt, daß die Eier mit der Tendenz, intermediäre Formen zu geben, den

1) Bei erwachsenen Fröschen werden die Keimdrüsen nach demselben Autor (1906) während des Hungerns in Mitleidenschaft gezogen.

Wirkung der Ueberreife gegenüber viel zäher erscheinen, was ich auch bestätigen kann. In einem Fall (Protokollauszüge, Versuch C, Kultur No. 5) ist es mir gelungen, in einer intermediären Kultur durch verzögerte Befruchtung schon auf verhältnismäßig frühen Stadien die Umbildung einer Anzahl von Keimanlagen in Hodenrudimente zu erzielen. Der Grad der Wirkung der Spätbefruchtung war jedenfalls ein viel geringerer, als in dem Fall der geschlechtlich differenzierten Kultur (Versuch A, Kultur No. 2). In dem Versuche B ist auch diese Wirkung ausgeblieben. Trotzdem ist es nicht ausgeschlossen, daß, wenn man imstande gewesen wäre, die betreffende Kultur (No. 4) lange genug zu züchten, lauter Männchen aus den PFLÜGERschen Hermaphroditen entstanden wären, was in der Kultur No. 5 schon bald nach der Metamorphose verwirklicht wurde.

Primärer und sekundärer Genitalraum.

Ich habe gezeigt, daß im Laufe der Entwicklung der Keimdrüsen bei *Rana esculenta* zweierlei Höhlen in denselben auftreten. Die eine, welche ich als primären Genitalraum bezeichnete, füllt sich bald mit embryonalem Gallertgewebe aus, welches sich allmählich in definitives Bindegewebe umwandelt. Außerdem wird der primäre Genitalraum mit der Zeit durch den sekundären Genitalraum (im Ovar) oder durch das Hodenparenchym fast vollständig verdrängt.

Der primäre Genitalraum ist schon bei den niederen Wirbeltieren zu finden, bald in Form einer richtigen Höhle (*Amphioxus*, ZARNIK, 1904; *Salmo*, BÖHI, 1904), häufiger aber als der sogenannte „Stromakern". Bei den Amnioten, wo die Keimanlage verhältnismäßig spät von der Anlage des WOLFFschen Körpers abgesetzt wird, ist auf den jüngeren Stadien kein scharf abgegrenzter primärer Genitalraum zu finden. Als Homologon desselben sind später die mit Stroma ausgefüllten Spalträume zwischen den Genitalsträngen aufzufassen.

Der sekundäre Genitalraum, welcher bei *Rana esculenta* später auftritt, ist den beiden Geschlechtern mehr oder weniger eigen. Denn wie ich oben gezeigt habe, sind die im Hoden auftretenden Höhlen denjenigen der Genitalstränge beim Weibchen homolog. Die einzelnen sekundären Genitalräume des Ovars und der intermediären Keimdrüse haben eine streng seriale (pseudometamere) Anordnung, welche auch in den Hoden manchmal erhalten bleibt (NR. IIa, SpR.). Sonst liegen die einzelnen sekundären Genitalräume beim Männchen ohne sichtbare Ordnung verteilt (Höhlen der Hodenampullen).

Die Zahl der sekundären Genitalräume, entsprechend der Zahl der Genitalstränge, ist für die geschlechtlich differenzierten Kulturen 6 anzunehmen und steigt bis 8 in den intermediären.

Es wurden sehr verschiedene Zahlen der sogenannten „Ovarialtaschen" (d. h. sekundären Genitalräume) bei den Anuren angegeben, nämlich:

von SWAMMERDAM (1736) für den Frosch	9
„ RATHKE (1825) für Kröten und Frösche	9—13
„ SPENGEL (1876) für verschiedene Anura	1—30
„ SPENGEL (1876) speziell für den Frosch	15
„ BRANDT (1877) für *Rana temporaria*	9
„ WIEDERSHEIM (1882—83) für verschiedene Anura	2—20
„ HOFFMANN (1886) für Krötenlarven	12—14
„ HOFFMANN (1886) für junge *Alytes*	9—10
„ HOFFMANN (1886) für ausgewachsene *Alytes*	5
„ LEBRUN (1891) für Kröten und Frösche	6—7
„ BOUIN (1901) für *Rana temporaria*, Larven	12—15
„ BOUIN (1891) für *Rana temporaria*, junge Weibchen	5—7
„ GAUPP (1904) für *Rana temporaria*	6—7

Nach den Angaben von HOFFMANN für *Alytes* und BOUIN für *Rana temporaria* wäre auf eine Verminderung der Zahl der Ovarialtaschen im Laufe der Entwicklung zu schließen. Was die hohen Zahlen (bis 30), die von einigen Autoren angegeben wurden, betrifft, so glaubt LEBRUN, es handle sich um inexakte Beobachtungen.

Sekundäre Genitalräume sind auch bei den Amnioten vielfach beobachtet worden, erscheinen aber hier immer mehr oder weniger rudimentär. Nach BRAUN (1877) treten sie im Laufe der Entwicklung auf bei den Männchen von *Lacerta* und *Anguis*, sowie in den beiden Geschlechtern bei *Tropidonotus*, nach HOFFMANN (1889) im Hoden von *Lacerta*. HOFFMANN (1892) beschreibt auch gut entwickelte Höhlen in den Genitalsträngen des Vogelovars (bei *Numenius*). JANOŠIK (1885) findet, daß bei 5—5½ cm langen Katzenembryonen Höhlen in den Genitalsträngen beim Männchen sowie beim Weibchen auftreten. Ob es sich im Hoden, wie dieser Verfasser glaubt, um die definitiven Lumina der Hodenkanälchen handelt, ist fraglich, da POPOFF (1909) noch bei 10 cm großen Embryonen derselben Art solide „cordons séminifères" beschreibt.

Wir sehen also, daß in allen größeren Amniotengruppen hie und da sekundäre Genitalräume zu finden sind. Sie erscheinen aber immer stark reduziert und weisen nie die pseudometamere Anordnung auf, die für die Batrachier so charakteristisch ist. Ueberhaupt scheinen sie im Begriffe zu sein, ganz zu verschwinden.

Die Keimzellnester.

Wie viele meiner Vorgänger habe ich die Zellnesterbildung in den weiblichen Keimanlagen des Frosches beobachten können, und ebenso auch bei den intermediären Formen. Dagegen konnte ich keine entsprechenden Gebilde bei den männlichen Individuen im ersten Lebensjahre finden, obgleich NUSSBAUM (1880)[1], HOFFMANN (1886), SEMON (1891) und BOUIN (1901) von den Keimzellnestern der jungen Hodenanlagen sprechen. Nach HOFFMANN und SEMON sollen die Zellnester der Amphibien direkt zu Hodenampullen werden, nach NUSSBAUM werden sie zuerst in kleinere Abteilungen zerlegt, welche die Ampullen liefern. Nach BUGNION und POPOFF (1907) bilden sich die Hodenampullen durch wiederholte Teilung aus einer Zelle.

Nun habe ich gezeigt, daß die Hodenampullen von *Rana esculenta* durch Zerteilung der zuerst einheitlichen Masse von Keimgewebe entstehen, und wir haben keinen Grund, eine gemeinsame Abstammung aller Zellen einer Ampullenanlage anzunehmen. Auch sonst ist der Inhalt einer Ampullenanlage mit demjenigen eines Ovarialnestes nicht zu vergleichen. Erstens bestehen die Ovarialnester aus lauter Keimzellen, die von einer Hülle von Paragonien umgeben sind; dagegen finden wir schon in den jüngsten Ampullenanlagen die beiderlei Elemente durcheinander. Zweitens treten die Keimzellen der Ovarialnester sehr bald in die Wachstumsperiode, während in den Hodenampullen wenigstens ein Jahr lang keine Auxocyten zu treffen sind.

Wir wissen seit V. LA VALETTE ST. GEORGE (1876), daß es in den Hodenampullen der Batrachier vor der Geschlechtsreife zur Bildung von sogenannten „Spermatocysten“ oder „Spermatogemmen“ kommt. Diese Gebilde stellen von einer Hülle von Paragonien umgebene Haufen von lauter Keimzellen dar, welche alle von einer einzigen Spermatogonie durch sukzessive Teilungen entstehen und sehr bald zu Auxocyten werden. Ich glaube in diesen Spermatogemmen die wirklichen Gegenstücke für die Ovarialnester erblicken zu müssen.

Es fragt sich nun, ob die für *Rana esculenta* bezüglich der Hodenampullenbildung gewonnenen Resultate ohne weiteres auf andere Vertreter der Amphibiengruppe zu übertragen sind. Könnte es nicht sein, daß Hodenampullen in anderen Fällen sich wirklich durch sukzessive Teilungen aus derselben Keimzelle bildeten, wie es die obengenannten Forscher behaupten?

---

1) Dieser Autor nennt seine Nester „Kapseln“.

Ohne die Möglichkeit einer derartigen Erklärung der Unterschiede meiner Befunde von denjenigen meiner Vorgänger im allgemeinen zu leugnen, glaube ich in manchen Fällen diese Unterschiede auf eine andere Weise mit großer Wahrscheinlichkeit erklären zu können. Ich glaube z. B., daß die „Hodenanlagen" von Bufo, in welchen Keimzellnester von HOFFMANN beschrieben werden, in Wirklichkeit intermediäre Anlagen sind. Auf seiner Fig. 72, Taf. 24 sind regelrechte Auxocytennester abgebildet. Nun wissen wir jetzt, daß bei den Batrachiern die männlichen Auxocyten erst in den Spermatogemmen dicht vor der Geschlechtsreife gebildet werden, so daß wir in dem gegebenen Fall ein weibliches, resp. nach demselben Typus gebautes intermediäres Keimgewebe vor uns haben.

Was die BOUINschen Angaben über die Zellnester in den Hodenanlagen von *Rana temporaria* betrifft, so ist es sehr wohl möglich, daß er PFLÜGERsche Hermaphroditen vor sich hatte. Denn, wie durch PFLÜGER und R. HERTWIG bekannt wurde, sind die intermediären Kulturen bei dem Grasfrosch ungeheuer häufig. Auch scheint es mir verdächtig zu sein, daß die von diesem Autor für das erste Auftreten der Geschlechtsdifferenzierung angegebenen Merkmale so unsicher sind und mit allen denjenigen nicht stimmen, welche von meinen Vorgängern und von mir hervorgehoben wurden. Einige Bedenken erweckt auch die SEMONsche Beschreibung der Nesterbildung in den Hoden von *Ichthyophis*, da er diesen Prozeß beim Männchen mit einer sich auf ein Ovar beziehenden Figur (36, Taf. 11) illustriert, wie aus der Figurenerklärung zu sehen ist.

Um die Homologie der „Zellnester" des Batrachierovars mit den Spermatogemmen zu betonen, schlage ich vor, für die ersteren Gebilde den Namen Ovogemmen anzunehmen, welcher schon von LÖWE (1903) in diesem Sinne bei den Teleosteern gebraucht wurde. Den Terminus „Zellnester" (SEMPER 1875) wollen wir in einem allgemeineren Sinne anwenden, nämlich für alle Ansammlungen von gleichen Keimelementen, die von derselben Stammzelle abzuleiten sind, ohne daß dabei irgendwelche Beziehungen zu den Erscheinungen der Wachstumsperiode gedacht wären. In diese Kategorie von Zellgruppen werden z. B. die Nester der Hoden von Selachiern (SEMPER, 1875) und von Teleosteern (BROCK, 1881; JUNGERSEN, 1889) sowie diejenigen der noch indifferenten Keimanlage des Hühnchens (SEMON, 1887) einzureihen sein.

Die Ovogemmen sind bei den Selachiern zweifellos vorhanden, wie aus den Abbildungen von MARÉCHAL (1907) zu sehen ist, dieselben Gebilde sind auch bei Teleosteern neulich beschrieben worden (LÖWE, 1903; WALLACE, 1903; SCHNEIDER, 1903). Spermatogemmen sind auch bei Vertretern der zwei genannten Gruppen beobachtet worden (Selachier: SWAEN und MASQUELIN, 1883; Teleosteer: BROCK, 1881, Taf. 18, Fig. 3 c).

Bei den Wirbellosen treten die Spermatogemmen als Regel auf. Seltener wird das Vorhandensein von typischen Ovogemmen beschrieben. Gute Beispiele von diesen Gebilden finden wir in den Ovarien von *Enchytreus* (VEJDOVSKY, 1907) und von *Dytiscus* (GIARDINA, 1901).

Bei den Amnioten sind sowohl Spermatogemmen wie Ovogemmen nicht mehr zu finden.

BOUIN (1901) hat die Ovogoniennester [Ovogemmen] der Batrachier als rudimentäre PFLÜGERsche Schläuche aufgefaßt. Da aber diesen letzteren einige charakteristische Züge der Ovogemmen (Bildung aus einer einzigen Keimzelle, Abwesenheit von Paragonien im Innern des Gebildes) fehlen, ist dieser Gesichtspunkt unhaltbar.

Die Nährzellen der Hodenanlage.

In dem beschreibenden Teil dieser Arbeit habe ich gezeigt, daß im Laufe der Hodenentwicklung in der geschlechtlich differenzierten Spätbefruchtungsreihe zu der Zeit, wenn die schon angelegten Hodenampullen noch aus indifferenten Embryonalzellen bestehen, einige der letzteren sich zu besonderen, ein Chromidium führenden Elementen differenzieren. Ihr Kern ist durch die Konzentrierung des Chromatins gekennzeichnet. In den benachbarten indifferenten Zellen treten fettartige Einschlüsse auf. Bald darauf beginnt ein reger Prozeß der Umwandlung dieser kleinen indifferenten Zellen der Ampullenanlagen in Spermatogonien, und zugleich verschwinden die zuerst erwähnten besonders differenzierten Elemente, indem sie scheinbar zu gewöhnlichen Paragonien werden.

Diese interessanten Elemente hat zweifellos FRIEDMANN (1898) in der jungen Anlage von erwachsenen *Rana viridis* gesehen, wobei auch das Auftreten einer fettartigen Substanz in den kleinen indifferenten Zellen beobachtet wurde. Dieser Verfasser hat sich aber mit diesen Elementen nicht weiter beschäftigt und spricht die Vermutung aus, sie fielen dem Untergang anheim.

Ich fasse die in Betracht kommenden Zellen als Nährzellen auf. Die ernährende Funktion derselben kommt besonders in der Ablagerung fettartiger Substanz zum Ausdruck. Daß die kleinen Zellen der Hodenampullen, wo sie massenhaft zu verhältnismäßig großen Spermatogonien werden, einer gesteigerten Ernährung bedürfen, liegt auf der Hand. Ich glaube dabei nicht, daß die „Nährzellen“ selbst als Nährmaterial für ihre Nachbarzellen verbraucht würden. Es handelt sich aber um eine Sezernierung von Fermenten, welche es bewirken, daß die in der Keimanlage zirkulierenden Nährstoffe von den Ampullenelementen besser ausgenützt werden können. Der Chromidialapparat der Nährzellen spricht auch für ihre erhöhte Tätigkeit.

Daß das Auftreten der in Frage kommenden Elemente wirklich mit einem gesteigerten Nahrungsbedürfnis der Ampullenzellen in Zusammenhang steht, wird noch durch folgende Erwägungen bestätigt. Wir wissen, daß in der intermediären Spätbefruchtungsreihe, wo das Hodenparenchym sonst genau so gebildet wird, wie in der geschlechtlich differenzierten Spätbefruchtungsreihe, die Nährzellen in keinem Moment der Entwicklung zu finden sind. Nun wird diese Tatsache dadurch erklärlich, daß das einschmelzende weibliche Keimgewebe der intermediären Anlage dem einwachsenden zentralen Teil derselben ein reichliches Nährmaterial anbietet, und daher die Ausbildung von besonderen Nährzellen überflüssig erscheint.

Wie schon von KORSCHELT und HEIDER (1902) hervorgehoben wurde, sind zwei Kategorien von Nährzellen zu unterscheiden, welche im Laufe der Evolution der Keimdrüsen in verschiedenen Tiergruppen zu beobachten sind. Es sind einerseits die sogen. „VERSONschen" Zellen, andererseits die SERTOLIschen Zellen und die diesen ähnlichen. Der Hauptunterschied zwischen den beiderlei Gebilden besteht darin, daß, während die ersteren auf den früheren Stadien der Hodenentwicklung in Funktion treten, die letzteren erst dicht vor der Reifung der Keimelemente anfangen, eine Rolle zu spielen. Demnach sind die obenbeschriebenen Elemente von *Rana* in die erste Kategorie von Nährzellen einzureihen.

Der erste, welcher ähnliche Nährzellen (Zentralzellen) in den Keimdrüsen fand, und zwar im Hoden sowie im Ovar von *Bonellia*, war SPENGEL (1879). Er hat dabei die Bildung dieser Elemente aus kleinen, indifferenten Zellen verfolgt, die auch den Keimzellen Ursprung geben. Zu gleicher Zeit zeigte er, daß seine „Zentralzelle" keine Mutterzelle der Keimelemente ist. Es wird also nur Sache der Gerechtigkeit, wenn wir dieses und ähnliche Gebilde in anderen Tiergruppen „SPENGELsche" Zellen nennen und den sonst üblichen Terminus „VERSONsche" Zelle fallen lassen werden [1]).

VERSON hat nämlich erst 10 Jahre später (1889) ähnliche Zellen bei der Seidenraupe beobachtet und falsch als Spermatogonienmutterzellen aufgefaßt. Der italienische Forscher ist auch später (1894) bei derselben Meinung über ihre Bedeutung geblieben. CHOLODKOWSKY (1892, 1894) fand das betreffende Element außer bei *Bombyx* noch bei anderen Lepidopteren, sowie bei einigen Neuropteren, Dipteren und Hemipteren. Dabei hat dieser Forscher die SPENGELsche Zelle ebenfalls für eine Urkeimzelle gehalten. TOYAMA (1894), welcher die SPENGELsche Zelle auch im weiblichen Geschlecht entdeckte, hielt sie für eine Stütz- und vielleicht auch Nährzelle und leitete sie von einer kleinen Follikelzelle ab.

1) Dieser Name wäre nur in bezug auf die Insekten höchstens als Unterbegriff des ersteren anzuwenden.

v. LA VALETTE ST. GEORGE (1897) schloß sich in der Deutung des fraglichen Gebildes TOYAMA an, ließ aber dasselbe aus einer Spermatogonie entstehen.

Ausführliche Untersuchungen über die Bildung und das Verhalten der SPENGELschen Zelle bei den Insekten verdanken wir GRÜNBERG (1903). Nach diesem Autor entstehen diese Zellen aus Spermatogonien, welche an der Wand der Hodenschläuche liegen („Apicalzellen"). Dabei wird ihr Plasma dichter und färbbarer, das Chromatin zeigt teilweise das Bestreben, sich im Zentrum des Kernes anzusammeln. Die Zelle wandert in die Mitte des Hodenschlauches, und es treten in ihrem Plasma Chromatinklumpen auf, welche Zerfallsprodukte von Kernen einiger zugrunde gehender Spermatogonien sein sollen. Bei den von GRÜNBERG untersuchten Arten degeneriert die SPENGELsche Zelle später. Es wird derselben von diesem Autor eine assimilierende und sezernierende Tätigkeit zugeschrieben. Die Apicalzellen treten auch in den Ovarien auf, scheinen aber hier keine Rolle zu spielen.

Vergleicht man die Abbildungen von GRÜNBERG mit meinen von der Nährzelle des Froschhodens, so ist die große Aehnlichkeit der Entstehung und des Verhaltens des Gebildes in beiden Fällen nicht zu verkennen. Zwar glaubt GRÜNBERG, daß die SPENGELsche Zelle eine umgebildete Spermatogonie sei, während ich dieselbe bei *Rana* von einem kleinen indifferenten Elemente ableite. Ich glaube aber, es handelt sich hier um einen Unterschied im Wortgebrauch. GRÜNBERG nennt alle Zellen des Hodenschlauches seines Anfangsstadiums „Spermatogonien", obgleich man auf seiner Abbildung (Fig. 1, Taf. 16) deutlich die großen Zellen mit großen runden Kernen und scharfen Zellgrenzen von den kleinen, längliche Kerne führenden Elementen unterscheiden kann, welche keine Zellgrenzen aufweisen. Wendet man die gebräuchliche Terminologie an, so werden die ersteren als Keimzellen, die letzteren als Follikelzellen zu bezeichnen sein (Spermatogonien und Paragonien). Nun ist ebenfalls aus den Abbildungen zu schließen, daß die SPENGELschen Zellen sich aus der zweiten Sorte von Elementen ausbilden, wie es auch bei *Rana esculenta* der Fall ist.

Es wird weiter von GRÜNBERG behauptet, daß die Chromatineinschlüsse des Plasmas der Nährzelle exogener Natur seien. Ohne es unbedingt bestreiten zu wollen, muß ich hervorheben, daß die Frage bei diesem Autor sehr ungenügend aufgeklärt ist. Daß eine typische Chromidienbildung in der SPENGELschen Zelle, wie ich es bei *Rana esculenta* beobachtet habe, auch bei den Insekten vorkommt, ist aus dem Fall von *Phalera* zu schließen, wo ein Streifen von färbbaren Körnchen von einer verdünnten Stelle der Kernmembran zur Zellperipherie zieht (Fig. 24, Taf. 18).

Ich mache auf die Aehnlichkeit der Kernstruktur der Nährzelle von *Rana esculenta* mit jener der SPENGELschen Zellen der Insekten aufmerksam, wie sie

auf manchen Figuren von GRÜNBERG dargestellt sind (vergl. meine Fig. 57, *Nz* mit der GRÜNBERGschen Fig. 3 rechts, *Apz*, Taf. 16; meine Fig. 59, *Nz* mit der GRÜNBERGschen Fig. 29, Taf. 17).

GRÜNBERG spricht nicht von fettartigen Einschlüssen in der Nachbarschaft der SPENGELschen Zelle, etwa wie FRIEDMANN (1898) und ich es bei *Rana esculenta* gefunden haben. Da aber dieser Forscher sein Material mit Osmiumgemischen fixierte und mit Eisenhämatoxylin färbte, konnte er leicht fettartige Substanzen mit Chromatinbröckchen verwechseln und übersehen.

Zuletzt wurde die SPENGELsche Zelle bei *Papilio* von MUNSON (1906) beschrieben. Dieser Verfasser, welchem die GRÜNBERGsche Arbeit unbekannt geblieben ist, steht immer noch auf dem Standpunkt von VERSON und CHOLODKOWSKY, indem er das Gebilde „Grandmother Stem Cell" nennt und die Spermatogonien von ihm ableitet. Es genügt aber, einen Blick auf seine Tafeln zu werfen, um sich zu überzeugen, daß er die Chromidialpartikelchen, welche an der Peripherie der Nährzelle liegen, für Kerne gehalten hat („the cortical nuclei"), welche durch Wachstum die Kerne der Spermatogonien („the mother branch cells") liefern sollen, und daß seine ganze Vorstellung von der Rolle der SPENGELschen Zelle aus der Luft gegriffen ist. Uebrigens sind die Abbildungen insofern interessant, als die Anwesenheit eines dem Kerne anliegenden Chromidiums zu erkennen ist (Fig. 57, Taf. 15). Sonst ist die Verteilung des Chromatins in dem Kerne zu beachten, da die in den Nährzellen von *Rana esculenta* vorkommenden Verhältnisse (Kondensierung des Chromatins) hier wieder illustriert sind (Fig. 56 und 57, Taf. 15).

Die SPENGELsche Zelle wurde außer den Insekten noch bei Hirudineen von LIVANOW (1906) im Hoden und von JÖRGENSEN (1908) im Ovar beobachtet. Während der erstere Autor dieselbe als eine Nährzelle auffaßt, hält sie der letztere für eine Stützzelle (faserige Struktur).

Da MARCUS (1905) Kerne in der Rhachis von Ascarisweibchen gefunden hat, ist dieses in den beiden Geschlechtern vorkommende Gebilde höchst wahrscheinlich als eine SPENGELsche Zelle aufzufassen, wie es zuerst TOYAMA (1894a) tat. Nur bleibt es auch während der Wachstumsperiode bestehen, womit es einen Uebergang zu den Nährzellen der zweiten Kategorie bildet.

Als zweite Gruppe von Nähr- resp. Stützzellen sind diejenigen Gebilde zu vereinigen, welche dicht vor der Wachstumsperiode der Keimzellen in den Spermatogemmen auftreten resp. tätig werden. Hierzu gehören: die Cytophoren oder Blastophoren der Turbellarien, Anneliden, Mollusken, Bryozoen (insofern diese Gebilde überhaupt den Wert einer Zelle haben), die Basalzellen der Mollusken, die Cystenzellen (auch Kopfzellen, Nährzellen, „cellules satellites", Apicalzellen genannt) der Arthropoden, die SERTOLIschen Zellen der Vertebraten.

Was den Ursprung der Elemente dieser Kategorie betrifft, so scheinen sie in einigen Fällen von derselben germinativen Ausgangsstelle zu stammen, wie alle Keimelemente der betreffenden Spermatogemme (Spermatophor von *Clitellio*, JENSEN, 1883; „cellule satellite" von *Cossus*, GILSON, 1888; Basalzelle von *Phyllirhoe*, CAPUA-GIUFFRÉ, 1908). Gewöhnlich werden sie aber von den indifferenten Zellen des Hodenschlauches abgeleitet (SERTOLIsche Zelle der Vertebraten: SWAEN und MASQUELIN, 1883; BENDA, 1887; HERMANN, 1889; PRENANT, 1892; REGAUD, 1899; SCHÖNFELD, 1901; LOISEL, 1902; STEPHAN, 1902a; „cellule satellite" von *Asellus:* GILSON, 1886; Follikelzelle von *Hydrophilus:* DE BRUYNE, 1899; die Basalzelle von *Helix*: LEE, 1897).

Wir sehen also, daß wenigstens in vielen Fällen der Ursprung der Nährzellen, welche in den Spermatogemmen entstehen, derselbe zu sein scheint, den SPENGEL für seine „Zentralzelle" bei *Bonellia* und ich für die SPENGELsche Zelle von *Rana esculenta* beschrieben haben, und welcher für dasselbe Gebilde der Insekten aus der Darstellung von GRÜNBERG zu erschließen ist. Auch in der Struktur dieser Elemente lassen sich manchmal ähnliche Zustände, wie bei der SPENGELschen Zelle, beobachten. So wird eine Kondensierung des Chromatins in den SERTOLIschen Zellen von BENDA (1898, *Triton*) und HERMANN (1889, Säuger) beschrieben. Im Plasma derselben sind vielfach Chromidien zu treffen LOISEL, 1902; BENDA, 1898; STEPHAN, 1902) sowie Ablagerungen einer fettartigen Substanz (SWAEN und MASQUELIN, 1883; EBNER, 1888; BENDA, 1898; SCHÖNFELD, 1901). Chromidien wurden auch in den „Apicalzellen" der Spermatogemmen von *Dissosteira* (DAVIS, 1908) und *Stenobothrus* (GÉRARD, 1909) gefunden, Fetttröpfchen in den „Follikelzellen" der Spermatogemmen von *Hydrophilus* (DE BRUYNE, 1899) und in den Basalzellen von *Helix* (LEE, 1897).

Man kann also eine große Aehnlichkeit zwischen den beiden Kategorien von Elementen (SPENGELsche Zelle einerseits, SERTOLIsche Zelle und dergleichen andererseits) nicht leugnen, und es ist höchst wahrscheinlich, daß die beiderlei Elemente eine gleiche Funktion haben: sie sollen für ein gesteigertes Ernährungsbedürfnis der in Bildung begriffenen Keimzellen sorgen, die ersteren im Anfange dieser Bildung, die letzteren am Ende derselben.

Es wurde vielfach darauf hingewiesen, daß die Nährzellen der zweiten Kategorie im Hoden den Follikelzellen des wachsenden Eies entsprechen. Es scheint aber auch Fälle zu geben, wo besondere Nährzellen auf sehr frühen Stadien der Bildung der weiblichen Keimzellen auftreten und mit der SPENGELschen Zelle in diesem Sinne zu vergleichen sind. Die Zentralzelle der weiblichen Keimanlage von *Bonellia*, die Apicalzelle des Insektenovars, die Rhachis des Ascarisweibchens, die faserige Zelle des Hirudineeneierstocks habe ich schon erwähnt. Es ist außerdem der von ANCEL (1902) beschriebenen, mit Fetttröpfchen

beladenen „éléments nourriciers“ zu gedenken, welche in der Zwitterdrüse von *Helix* vor der Ovogonienbildung auftreten und dieselbe bewirken sollen.

Die Ablagerung von fettartiger Substanz in dem Keimgewebe kann auch unabhängig von besonderen Nährzellen stattfinden und scheint überhaupt eine wichtige Rolle für die Entstehung der Keimzellen zu spielen. So fand LOISEL (1902 a) Fetttröpfchen auf den ersten Stadien der Entwicklung der Keimanlage bei Vögeln, SKROBANSKY (1903), ALLEN (1904), V. WINIWARTER und SAINMONT (1909) bei Säugern. ALLEN und die zwei belgischen Forscher glauben, daß diese Fettablagerung mit der regen Neubildung von Keimzellen in Zusammenhang steht.

Die morphologische Bedeutung der sterilen Abschnitte der Keimanlage.

1. Der Fettkörper. Außer GILES (1889), der den Fettkörper vom Pronephros ableitete und GIGLIO-TOS (1895), welcher denselben aus einer selbständigen Anlage entstehen läßt, sind alle Forscher (V. WITTICH, 1853; MARSCHALL und BLES, 1890; SEMON, 1891; BOUIN, 1901) darin einig, daß er aus dem vorderen Teile der gemeinsamen Genitalleiste entsteht. Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kann ich diese Meinung nur bestätigen.

V. WITTICH, MARSCHALL und BLES sowie MARSCHALL (1884) meinten, daß dieses Organ den fettartig degenerierten vorderen Abschnitt der Geschlechtsdrüse darstellt. BOUIN und KING (1908 a), welche keine Keimzellen in dem progonalen Abschnitt der Genitalleiste finden konnten, glauben nicht, daß diese morphologische Bedeutung dem Fettkörper zuzuschreiben wäre. Nun habe ich gezeigt, daß unzweifelhafte Keimzellen in der Fettkörperanlage von *Rana esculenta* zu treffen sind, auch zu einer Zeit, wo diese Anlage von dem gonalen Abschnitte der Genitalleiste durch eine tiefe Einkerbung getrennt ist. Dadurch, glaube ich, ist der Beweis erbracht, daß der Fettkörper in der Tat als ein besonders differenzierter Teil der Keimdrüse zu betrachten ist, wie es von V. WITTICH zuerst behauptet wurde.

BOUIN hat den Fettkörper mit der interstitiellen Drüse der Säugetiere verglichen. Ich glaube, daß dieser Standpunkt sich mit meiner Auffassung der morphologischen Bedeutung des Organs sehr gut vereinigen läßt. Der Fettkörper hat sich, meiner Meinung nach, aus dem vorderen Abschnitte der Keimdrüse entwickelt, indem das Fett führende interstitielle Gewebe die Oberhand gewann und unter Steigerung der Fettproduktion das Keimgewebe verdrängte.

2. Das Ligamentum triangulare. Im epigonalen Abschnitte habe ich auch Keimzellen gefunden und glaube ihn als einen verkümmerten Teil der Keimdrüse betrachten zu können, um so mehr, als typische pseudo-metamer angeordnete Genitalstränge in demselben auftreten.

Mit FELIX und BÜHLER (1906) nehme ich an, daß die Keimdrüsen der Vertebratenahnen eine viel größere Ausdehnung gehabt haben, als wir es bei den jetzigen Vertretern finden. Die pro- resp. epigonalen Abschnitte der Genitalleiste, welche in den verschiedenen Wirbeltiergruppen auftreten und meistens funktionslos bleiben, scheinen mir der Ausdruck des kaudal- resp. kopfwärts fortschreitenden Prozesses der Verkümmerung der Keimdrüse zu sein. Werden die sterilen Abschnitte der Keimdrüse für andere Funktionen in Anspruch genommen, so entstehen aus ihnen neue wohlentwickelte Organe (Fettkörper der Amphibien, Reteapparat der Säuger [1])).

Der sogenannte „Hermaphroditismus" bei den Amphibien.

Durch eine Reihe von Erwägungen (s. oben p. 68), wurde PFLÜGER (1882) dazu geführt, außer den typischen männlichen und weiblichen Grasfröschchen eine dritte Form — die „Hermaphroditen" zu unterscheiden, welche sich später, wenigstens teilweise, in Männchen umwandeln sollten. R. HERTWIG (1905, 1906, 1907) hat diese PFLÜGERschen Hermaphroditen auch bei *Rana esculenta* gefunden. SCHMITT-MARCELL (1908) hat den von PFLÜGER postulierten Umwandlungsprozeß der Hermaphroditen in Männchen bei *Rana temporaria* beobachten können.

Nun war ich imstande, die Entwicklung der Keimanlage der PFLÜGERschen Hermaphroditen (oder intermediären Formen) bei *Rana esculenta* genau zu verfolgen. Es hat sich gezeigt, daß, obgleich diese Entwicklung bis zur Metamorphose im großen und ganzen derjenigen der Weibchen aus den geschlechtlich differenzierten Kulturen ähnlich ist, einige wichtige Unterschiede zu konstatieren sind. Es sind nämlich für die intermediäre Keimanlage charakteristisch: 1) die schwache Ausbildung des primären Genitalraumes, 2) das späte Auftreten der sekundären Genitalräume in der Zahl 8 (statt 6 beim Weibchen), 3) das Verharren der meisten Keimzellen der Ovogemmen auf den ersten Stadien der Wachstumsperiode, so daß nur sehr wenige sich unter starker Vergrößerung aus dem Ovogemmenverbande lösen und in den sekundären Genitalraum hineinragen. Es gesellt sich dazu nach der Metamorphose 4) die Rückbildung eines Teiles der größeren Ovocyten und die Entstehung von Kavernen an der Stelle derselben. Alle diese Merkmale erlauben, die PFLÜGERschen Hermaphroditen sehr früh von den Weibchen zu unterscheiden. Findet man in einer Kultur überhaupt PFLÜGERsche Hermaphroditen, so sind, meinen Erfahrungen nach, alle Individuen derselben vor der Metamorphose als intermediäre Formen zu erkennen.

---

1) Wenn COERT (1898) und ALLEN (1904), welche denselben vom progonalen Abschnitte der Anlage ableiten, wirklich Recht haben.

Wir haben weiter gesehen, daß wenigstens ein Teil der intermediären Formen sich auch bei *Rana esculenta* in Männchen umwandelt. Je nachdem wir eine Spätbefruchtungs- oder eine normale Kultur haben, wird das männliche Keimgewebe ausschließlich von den Wänden der Genitalhöhlen geliefert oder entsteht hauptsächlich aus dem indifferenten Embryonalgewebe, welches von neuem aus dem WOLFFschen Körper einwandert.

Die Beschreibung, welche SCHMITT-MARCELL (1908) für die entsprechenden Vorgänge bei *Rana temporaria* gibt, weicht in vielen Einzelheiten von der meinigen ab. Aber wenn die anderen Differenzen keine prinzipielle Bedeutung zu haben scheinen und möglicherweise sich auf Artunterschiede zurückführen lassen, so stehen wir doch in einem Punkte in schroffem Gegensatz. Nach dem genannten Verfasser ordnen sich die Zellen des „indifferenten Keimgewebes" der intermediären Drüse zu Gruppen, welche die Anlage der Hodenkanälchen darstellen. Nun kann, meiner Meinung nach, das „indifferente Keimgewebe" nichts anderes sein als die in Ovogemmen eingeteilte Masse der jungen Ovocyten. Zwar berichtet der genannte Verfasser über Vermehrung seiner „indifferenten" Keimzellen. Er spricht aber nicht von Mitosen, sondern von einem Chromatinzustand der Kerne, welcher eine abgelaufene Teilung anzeigt. Ich glaube, es handelt sich um junge Auxocytenstadien, welche bei Anwendung einer ungünstigen Fixierungsmethode [1]) leicht verkannt werden konnten. Es scheint mir auch sehr wahrscheinlich, daß der Verfasser die Ovogemmen mit den Anlagen der Hodenampullen verwechselt hat, ein Irrtum, welchem frühere Forscher schon vielfach anheimgefallen sind.

Nach meinen Untersuchungen bin ich fest überzeugt, daß auf den in Betracht kommenden Stadien (d. h. nach der Metamorphose) von „indifferenten Keimzellen" keine Rede sein kann. Es gibt zuerst ein weibliches Keimgewebe, welches bis auf spärliche Reste zugrunde geht; dann entsteht aus dem zentralen indifferenten Embryonalgewebe das sämtliche Hodenparenchym.

Die Umwandlung der intermediären Keimdrüse in ein Ovar besteht darin, daß die Auxocyten in den meisten Ovogemmen stark anwachsen, wobei die letzteren aufgelöst werden. Der Vorgang wird von der Veränderung der äußeren Gestalt begleitet.

Wenn man die Vorgänge der Umwandlung der intermediären Keimanlage in einen Hoden genau kennt, so ist es nicht schwer, viele „Anomalien" der Keimdrüsen der Raniden zu verstehen, welche von einer Reihe von Autoren beschrieben wurden. In erster Linie meine ich das Vorhandensein von „Eiern" (großen Ovocyten) im Hodenparenchym, welche bald intertubular (PFLÜGER, 1882;

---

1) SCHMITT-MARCELL hat sein Material mit konzentriertem Sublimat konserviert, welches meiner Erfahrung nach für das Studium der feineren Strukturen der Keimdrüse des Frosches ungeeignet ist.

MARSCHALL, 1884; HOFFMANN, 1886; COLE, 1895; PUNNET, 1900), bald intratubular (BALBIANI, 1879; MITROPHANOW, 1894), oder zugleich inter- und intratubular (LATTER, 1890) bei erwachsenen Fröschen gefunden wurden. Es ist nämlich leicht, sich vorzustellen, daß einige Auxocyten als Reste des verschwindenden weiblichen Gewebes der intermediären Keimdrüse in die wachsende Zentralmasse des Embryonalgewebes geraten, welches später in die Anlagen der Hodenampullen eingeteilt wird und das männliche Keimgewebe liefert. Je nachdem die in Betracht kommenden Ovocyten zwischen den Ampullenanlagen liegen bleiben oder in dieselben aufgenommen werden, werden sie später als inter- oder intratubulare Eier gefunden.

In manchen Fällen wird die Herkunft des Hodens auch durch eine Einschnürung (LATTER, 1890, rechts; MARSCHALL, 1884, B, rechts), wie sie öfters an intermediären Keimdrüsen vorkommt, dokumentiert.

Stellen wir uns weiter vor, daß lokalisierte Inseln oder auch größere Massen des weiblichen Keimgewebes bei der Umbildung der intermediären Keimdrüse in den Hoden erhalten bleiben, und daß die jungen Ovocyten sich weiter entwickeln, so werden wir den „Ovotestis“ der Autoren bekommen (BOURNE, 1884; MARSCHALL, 1884, D; KENT, 1885; RIDEWOOD, 1888; SMITH, 1890; COLE, 1895; PUNNET, 1900; OGNEW, 1906; YUNG, 1907; YOUNGMAN, 1909).

Auch bei *Bufo* wurden Eier im Hoden (BALBIANI, 1879; HOFFMANN, 1886; KNAPPE, 1886; FRIEDMANN, 1898; CERRUTI, 1907) vielfach beschrieben. Leider wurde die spätere Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse bei *Bufo* seit längerer Zeit nicht mehr eingehend untersucht, so daß wir über die in dieser Gruppe herrschenden Sexualitätsverhältnisse nur sehr mangelhaft unterrichtet sind. Wie ich schon erwähnt habe (s. p. 182), machen einige Angaben von HOFFMANN sehr wahrscheinlich, daß bei den Kröten ein Zustand der Keimanlage vorkommt, welcher demjenigen der PFLÜGERschen Hermaphroditen vollkommen entspricht. Ist meine Annahme richtig, so ist auch eine nachträgliche Umwandlung solcher intermediären Formen in Männchen zu erwarten. Dann würde für das Auftreten von Eiern im Hoden von *Bufo* dieselbe Erklärung gültig sein, welche wir schon für *Rana* angewandt haben.

Bekanntlich wird der vorderste Abschnitt der Genitalleiste bei den Kröten zu dem sogenannten BIDDERschen Organ, welches im großen und ganzen nach dem Typus des Ovars gebaut ist, sich aber von demselben dadurch unterscheidet, daß seine Ovocyten eine gewisse Entwicklungsstufe nicht überschreiten (KING, 1908a). Nun scheint es mir nach meinen Untersuchungen über die Entwicklung der Keimdrüse bei *Rana esculenta*, daß wir in dem BIDDERschen Organ einen Rest von der intermediären Keimanlage haben. Wenn, wie ich glaube, auch bei Kröten intermediäre Keimanlagen vorkommen, so würde bei der definitiven

Geschlechtsdifferenzierung der hintere Teil der Genitalleiste sich in das Ovar resp. in den Hoden umwandeln, der vordere seinen primären Charakter behalten. Es wäre damit nicht ausgeschlossen, daß dieses Schema in vielen Kulturen ontogenetisch insofern modifiziert würde, als nur der vordere Teil sich als eine intermediäre Keimdrüse gestalten, während der hintere sich von vornherein als männlich resp. weiblich erweisen würde, wie es in den geschlechtlich differenzierten Kulturen von *Rana esculenta* für die ganze Genitalleiste der Fall ist. Der vordere Teil derselben scheint sich aber bei den Kröten immer nach dem Typus einer intermediären Keimdrüse anzubilden und diesen Charakter ständig zu behalten.

Auch manche Mißbildungen der Keimdrüsen von *Bufo* stehen mit meiner Auffassung des BIDDERschen Organs in bestem Einklang. Die zur Zeit bekannten Fälle sind auf der Textfig. 13 (B, D, E, G) schematisch dargestellt.

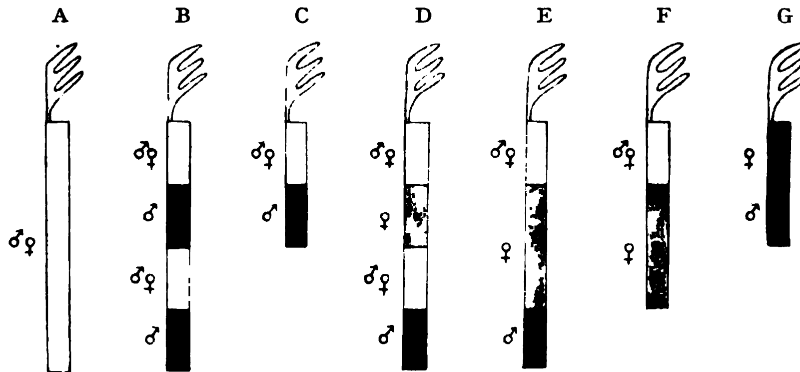


Fig. 13. Oben ist auf allen Schemata der gelappte Fettkörper angedeutet. Sonst entsprechen die weißen Abschnitte dem BIDDERschen Organ resp. der intermediären Anlage, die im helleren Ton gehaltenen den Ovarien, die im dunkleren den Hoden. A Hypothetischer intermediärer Zustand der Keimanlage. B Fall von CERRUTI (1903). C Normaler Zustand beim Krötenmännchen. D Fall von KNAPPE (1886). E Fälle von SPENGEL (1876) und CERRUTI (1907, A). F Normaler Zustand beim Krötenweibchen. G Fall von CERRUTI (1907, B).

Wir sehen, daß außer dem gewöhnlichen Organkomplex der männlichen (Schema C) resp. weiblichen (F) Keimanlage ein ganzer akzessorischer desselben (B) oder des anderen Geschlechtes (D) vorhanden sein kann. In anderen Fällen ist nur eine komplementäre Keimdrüse des anderen Geschlechtes zu treffen (E). Es kann endlich an der Stelle des BIDDERschen Organs ein Ovar auftreten (G). Alle diese Erscheinungen werden verständlich, sobald wir annehmen, daß die Keimanlage von *Bufo* ursprünglich (phylogenetisch oder auch ontogenetisch) eine intermediäre ist (Schema A) und in ihrer ganzen Ausdehnung die Fähigkeit hat, bald zu einem Ovar, bald zu einem Hoden zu werden, oder sogar ihren ursprünglichen Charakter zu behalten (BIDDERsches Organ).

Von meinem Standpunkt ist der von CERRUTI (1903) beschriebene Fall, wo im BIDDERschen Organ ein Hodenkanälchen mit Spermatozoen eingebettet war, leicht verständlich, da in dem betreffenden Organ, sowie im Ovar Genitalstränge oder deren Homologa vorhanden sind, welche die Fähigkeit behalten können, männliches Keimgewebe zu produzieren.

Wir haben gesehen (Schema G), daß derjenige Abschnitt der Genitalleiste der Kröte, welcher gewöhnlich lebenslang auf der Stufe einer intermediären Keimdrüse bleibt, unter Umständen zu einem Ovar werden kann. Bei den Fröschen können wir dagegen Fälle anführen, wo die sonst vorübergehende Struktur der intermediären Anlage bei erwachsenen Tieren erhalten bleibt. So sind der mittlere Abschnitt des Ovotestis von COLE (1895) sowie das „Ovarium" von EISMOND (1898) typische intermediäre Keimdrüsen.

Ich behaupte also, daß das BIDDERsche Organ von *Bufo* und die intermediäre Keimdrüse von *Rana* dieselbe morphologische Bedeutung haben. Es frägt sich nun, welche ist diese?

1. Was *Rana* betrifft, so kann man mit voller Bestimmtheit sagen, daß die Ausbildung einer intermediären Keimdrüse keinen aktuellen Sinn hat, weil wir bei denselben Arten einen viel einfacheren Bildungsmodus von Ovarium und Testiculum in den geschlechtlich differenzierten Kulturen beobachten. Besonders für die künftigen Männchen erscheint es ganz unzweckmäßig, zuerst in der weiblichen Richtung die Drüse auszubilden und eine ganze Menge von Material für die Bildung von Eiern zu verbrauchen, welche sich bald als lebensunfähig erweisen. Ich kann mir für diese seltsame Tatsache nur eine Erklärung denken. Es handelt sich um eine ontogenetische Reminiszenz von Zuständen, welche einmal bei den Vorfahren von *Rana* geherrscht haben und in vielen Kulturen gar nicht mehr zum Vorschein kommen. Die intermediäre Keimdrüse der Frösche ist somit ein archaisches Gebilde.

2. Sie ist nach Entwicklung und Bau unverkennbar eine weibliche Keimdrüse, die aber nicht mehr zur vollen Tätigkeit kommt (früher Untergang der Ovocyten), also rudimentär erscheint.

3. Da der intermediäre Zustand der Keimanlagen meistens bei allen Individuen ganzer Kulturen, ja sogar ganzer Gegenden (z. B. Lochhausen im Dachauer Moos) auftritt, ist er sicher als der Ausdruck einer ehemaligen Protogynie der Geschlechtsdrüsen der Froschahnen aufzufassen[1]).

Ich komme also zum Schluß, daß die intermediäre Keimdrüse der Frösche eine rudimentäre archaische protogyne Keimdrüse in der ersten (weiblichen) Phase ihrer Ausbildung darstellt.

1) Die zweite Möglichkeit, daß es sich um Anklänge an Parthenogenese handelt, scheint so gut wie ausgeschlossen zu sein.

Das ist das Wenige, was wir mit gewisser Sicherheit aus der Untersuchung des Entwicklungsganges von ***Rana esculenta*** über die morphologische Bedeutung der intermediären Geschlechtsdrüse schließen können. Was die Frage betrifft, wie der Uebergang von dem protogynen Zustand zu dem geschlechtlich getrennten in der Phylogenese stattgefunden hat, so ist sie zurzeit kaum zu beantworten. Ich hoffe aber, daß ausgedehnte vergleichende Untersuchungen der Entwicklung der Keimdrüsen bei anderen Batrachiern auch in dieser Frage mehr Licht bringen werden.

Die obigen Erwägungen scheinen auch für *Bufo* Anwendung zu finden, mit dem Unterschied, daß die archaischen Zustände im vorderen Abschnitte der Keimanlage sich auch im erwachsenen Zustande erhalten haben.

Es scheint mir hier am Platze zu sein, die Frage nach dem Hermaphroditismus der Wirbeltiere zu streifen. Es können zweierlei Erscheinungen als ein Hermaphroditismus der Keimdrüse in diesem Typus in Anspruch genommen werden.

1. Die Bildung von Keimelementen eines Geschlechtes in dem Keimepithel des anderen. Diese Eigenschaft des Keimepithels scheint unter den Wirbeltieren (***Amphioxus***, ***Myxine***, ***Petromyzon***, viele *Teleostei*) [1]), sowie unter den Wirbellosen [2]) höchst verbreitet zu sein. Von den Erklärungen, welche von den verschiedenen Autoren für diese Erscheinung vorgeschlagen wurden, will ich die folgenden anführen. Nach der Meinung von SEMPER (1875 a) „beruht die Möglichkeit der Zwitterbildung bei den Wirbeltieren . . . . . auf der Möglichkeit der verschiedenartigen Wachstums- und Umbildungsweise eines und desselben Teiles: des Ureies". Im Prinzip dieselbe Anschauung wird von BORN (1893), V. LA VALETTE ST. GEORGE (1895), FRIEDMANN (1898 a), MAUPAS (1900), STEPHAN (1902), ANCEL (1902), CORI (1906) vertreten. Der letzterwähnte Autor, sowie früher GEGENBAUR (1870) und HAECKEL (1874) betrachten den hermaphroditischen Zustand der Metazoen als etwas Primäres, und den geschlechtlich getrennten als von dem ersteren abgeleitet.

Die diesbezügliche Auffassung von GÖTTE (1875) ist insofern etwas abweichend, als er glaubt, daß die Eibildung den primären, ursprünglichen Entwicklungsverlauf der Geschlechtsdrüsen darstellt, die Hodenbildung eine sekundäre Abweichung desselben. „Der sogenannte Hermaphroditismus [kann] . . . . konsequenterweise nur als eine Uebergangsstufe von der weiblichen zur männlichen Form betrachtet werden."

Auf einem ganz anderen Standpunkte stehen F. MÜLLER (1885), PELSENEER

1) Siehe STEPHAN (1902), FELIX und BÜHLER (1906).
2) Siehe MONTGOMERY (1895), ANCEL (1902).

(1894) und MONTGOMERY (1895), welche annehmen, daß der zwitterige Zustand aus dem geschlechtlich getrennten abzuleiten ist.

Ich kann die Auffassung der letztgenannten Autoren nicht teilen, und zwar aus folgenden Gründen. Es wird mit Recht angenommen, daß zuerst nur indifferente Keimzellen existierten, welche sich nachträglich in zwei Richtungen differenziert haben (O. HERTWIG, 1888). Und es ist ja kein Grund vorhanden, zu glauben, daß die Produktion der zwei Sorten von Keimelementen sich gleich auf zwei Kategorien von Individuen verteilt hätte. Dann müßte man sich zuerst vorstellen, daß schon vor der Differenzierung der Geschlechtsprodukte eine „sexuelle" Polarität der Individuen vorhanden wäre, was kaum denkbar ist.

Damit ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß in einigen Fällen der Hermaphroditismus aus dem Gonochorismus sekundärerweise sich ausgebildet hat, wobei aber nur die Grundeigenschaft des Keimgewebes, beiderlei Keimelemente zu produzieren, wieder zum Vorschein kommt.

2. Das simultane Vorhandensein von Keimepithel und Genitalsträngen, welche das weibliche resp. männliche Prinzip in der Keimanlage vertreten, während einer gewissen Periode der Entwicklung der höheren Wirbeltiere ist schon längst verschiedenen Forschern aufgefallen und wurde als eine Art von Hermaphroditismus aufgefaßt (V. WITTICH, 1855; WALDEYER, 1870; MAC LEOD, 1880; LAULANIÉ, 1886; JANOŠIK, 1890). Ich glaube aber, daß es sich in diesem Fall viel eher um einen indifferenten Zustand der Keimanlage handelt, der sich lediglich dadurch von demjenigen der niederen Wirbeltiere unterscheidet, daß verschiedene Quellen für die Bildung der beiderlei Keimelemente vorhanden sind.

Ursprung der Keimzellen.

Wir haben gesehen, daß bei *Rana esculenta* die Keimelemente aus zwei verschiedenen Quellen stammen: 1) aus dem sekundären Entoderm, indem eine aus Dotterzellen bestehende Dotterleiste vom Dottersack abgetrennt wird und die ersten Keimelemente liefert, und 2) aus den kleinen mesodermalen Zellen, welche entweder von dem Peritonealepithel oder (in letzter Instanz) vom Axialmesenchym stammen. In der Spätbefruchtungsreihe entstehen die Keimzellen ausschließlich aus dieser zweiten Quelle.

Aus der historischen Uebersicht wissen wir, daß zwei Entstehungsmodi für die Keimzellen der Amphibien behauptet worden sind. Bald wurden sie als direkte Abkömmlinge der ersten Blastomeren des Eies angesehen, bald von indifferenten mesodermalen Elementen abgeleitet. Jetzt kann ich mit Sicherheit behaupten, daß im Stamme der Amphibien die Keimelemente auf die eine wie auf die andere Weise entstehen.

Was den ersten Entstehungsmodus betrifft, so stehe ich in so gutem Einklang mit den neuesten Untersuchungen von ALLEN (1907) und KING (1908), daß die Sache kaum zu bezweifeln ist. Auch für den zweiten Entstehungsmodus glaube ich einen definitiven Beweis erbringen zu können.

Meine Vorgänger besaßen nur ein Mittel, die Abstammung der typischen Genitalzellen von kleinen indifferenten Zellen zu begründen. Sie mußten nämlich zwischen beiderlei Elementen Uebergangsformen finden. Die Sache wird aber dadurch kompliziert, daß man fälschlich: 1) vor der Mitose stehende Mesodermalzellen mit aufgeblasenen Kernen, und 2) auf dem Schnitt nur oberflächlich getroffene Ureier für Uebergangsstadien halten kann. Man ist nie sicher, ob der Beobachter diese zwei Fehlerquellen in der Tat ausgeschlossen hat. Infolgedessen haben die Verfechter einer Keimbahn bei den Wirbeltieren immer den Ausweg, die „Uebergangsstadien" ihrer Gegner als verdächtig zu erklären.

Wie ich oben auseinandergesetzt habe, habe ich die Frage nach den Uebergangsstadien zwischen Urkeimzellen und kleinen mesodermalen Elementen sorgfältigst geprüft und bin zum Schluß gekommen, daß von einem gewissen Stadium an eine rege Neubildung der ersteren auf Kosten der letzteren stattfindet. Ich weiß aber nicht, ob meine Angaben mehr Glauben als diejenigen meiner Vorgänger von der Seite der Anhänger der Keimbahnlehre gefunden hätten, wäre ich nicht imstande, viel objektivere und unzweideutigere Beweise gegen die Ausdehnung dieser Lehre auf alle Wirbeltiere anzuführen.

Es ist mir nämlich gelungen, durch Anwendung der verspäteten Befruchtung „sterile" Genitalanlagen zu bekommen, d. h. solche, in welchen längere Zeit hindurch keine Spuren von Keimzellen vorhanden sind (Fig. 7—9, 10, 12, 47, 48). Dann setzt eine Periode ein, in der Keimzellen vereinzelt auftreten, um gleich zugrunde zu gehen (Fig. 45, 46). Endlich bildet sich auf einmal das ganze Keimgewebe des Hodens aus indifferentem embryonalen Material. Der Prozeß geht geradezu stürmisch vor sich, und es kann keine Rede davon sein, daß die plötzlich auftauchende Masse von Spermatogonien durch die Vermehrung einer kleinen Zahl von irgendwo versteckt gebliebenen Urkeimzellen entstanden ist, um so mehr, als zuerst so gut wie keine Mitosen der Keimzellen zu beobachten sind (Fig. 54 und 61).

Derselbe Vorgang ist in der indifferenten Spätbefruchtungsreihe bei der Umbildung in Männchen zu beobachten, wo das aus dem Keimepithel stammende weibliche Gewebe zugrunde geht, und das ganze Hodenparenchym aus den Genitalsträngen neu entsteht (Fig. 70, 71, 72).

Die Sachlage in der Spätbefruchtungsreihe, wo überhaupt keine primären Gonocyten zum Vorschein kommen, beweist also aufs unzweideutigste nicht nur die Tatsache, daß alle Keimelemente des Hodens von *Rana esculenta*

aus kleinen mesodermalen Elementen stammen können, sondern auch, daß die primären Gonocyten nicht einmal als Anstoß für diesen Prozeß notwendig sind.

Wir wollen nun den derzeitigen Zustand der Frage nach der Herkunft der Keimzellen bei den Wirbeltieren in aller Kürze übersehen. Seitdem WALDEYER (1870) die Lehre vom Keimepithel für das weibliche Geschlecht aufgestellt und SEMPER (1875) auch auf das männliche ausgedehnt hatte, wurde sie fast allgemein für die Vertebraten angenommen und kann auch noch heutzutage als die herrschende gelten. Von den Anhängern dieser Lehre will ich die folgenden nennen: CUNNINGHAM (1887) für *Myxine*; HOFFMANN (1886), BROCK (1881), BÖHI (1904) für Teleosteer; LUDWIG (1874), SEMPER (1875), BALFOUR (1878) für Selachier; KOLESSNIKOW (1878), HOFFMANN (1886), SEMON (1891) für Amphibien; BRAUN (1877), HOFFMANN (1889) für Reptilien; WALDEYER (1870), JANOŠIK (1885), SEMON (1887) für Vögel; WALDEYER (1870), BALFOUR (1878), JANOŠIK (1885), NAGEL (1889), v. WINIWARTER (1900), SKROBANSKY (1903), v. WINIWARTER und SAINMONT (1909) für die Säuger.

Es hat sich aber allmählich auch eine andere Auffassung von der Entstehung der Keimelemente, speziell der sogenannten „Ureier", ausgebildet. Schon BALFOUR (1878) hatte für die Selachier die Möglichkeit einer extraregionären Bildung der Keimelemente und ihrer Wanderung in die Genitalregion hervorgehoben. NUSSBAUM (1880) war aber der erste, welcher die Abstammung der Keimzellen direkt von den ersten Blastomeren des sich furchenden Eies behauptete. Es wurden seitdem viele Fälle bekannt, in denen tatsächlich extraregionär entstandene Urkeimzellen in den Genitalbezirk des Keimepithels allmählich einwanderten (Knochenfische: EIGENMANN, 1891; Ganoiden: ALLEN, 1909; Selachier: WOOD, 1902; BEARD, 1900, 1904; Amphibien: ALLEN, 1907; KING, 1908; Reptilien: ALLEN, 1906; JARVIS, 1908; Vögel: RUBASCHKIN, 1907; Säugetiere: RUBASCHKIN, 1909). Solche Befunde haben dazu geführt, daß eine Reihe von Forschern (BEARD, 1902a und 1904; NUSSBAUM 1908, ALLEN 1909) das Vorhandensein einer Keimbahn für die Vertebraten als allgemeine Regel angenommen haben.

Die zuletzt angeführten Befunde wurden aber von anderer Seite mit einer gewissen Skepsis aufgenommen. Schon MIHALKOVICS (1885) und MINOT (1894) haben die Natur der „Ureier" als Vorfahren der Keimelemente bezweifelt. v. WINIWARTER und SAINMONT (1909) stellen sich auf den Standpunkt der letztgenannten Autoren und fordern dazu auf, die Resultate von BEARD, ALLEN und RUBASCHKIN mit größter Vorsicht aufzunehmen.

Uebersehen wir alle vorliegenden Ergebnisse über die Herkunft der Keimzellen, so kommen wir zum Schluß, daß diese in allen größeren Wirbeltiergruppen auf die zwei angegebenen Weisen entstehen können, nämlich einerseits als un-

mittelbare Nachkommen der ersten Zellgenerationen des sich furchenden Eies, andererseits als Umwandlungsprodukte der Cölomepithelzellen oder sonstiger mesodermaler somatischer Elemente. Denn einerseits habe ich keine Gründe, die germinative Natur der Ureier in allen Fällen zu bestreiten, nachdem das Beispiel bei *Rana esculenta* mich belehrt hat, daß wenigstens bei dieser Art die Ureier oder ihre Abkömmlinge sich in nichts von den neugebildeten Keimzellen unterscheiden. Andererseits darf in sehr vielen Fällen die Umwandlung der kleinen mesodermalen Zellen in Keimelemente als bewiesen gelten. Dabei findet dieselbe nicht bloß in der geschlechtlich indifferenten Keimanlage statt (s. oben), sondern wurde auch für die späteren Stadien der Entwicklung des Hodens (LOISEL, 1900; POPOFF, 1909) resp. des Ovars (V. WINIWARTER, 1900; AMANN, 1899) mit Sicherheit beobachtet.

Ich glaube also, daß zurzeit nichts übrig bleibt, als einen Dualismus der Keimzellen bei den Wirbeltieren anzunehmen. Es gibt vielfach bei demselben Tiere (wenigstens bei den Amphibien, Vögeln und Säugern) sowohl Keimzellen, welche extraregionär entstehen, sich in die Genitalregion begeben und da bald an der Bildung der definitiven Geschlechtsprodukte teilnehmen (Fische, vielleicht Amphibien und Reptilien), bald früher oder später aussterben (Vögel und Säuger, POPOFF, 1909), als auch solche, die sich an Ort und Stelle als Umbildungsprodukte kleiner mesodermaler Embryonalzellen bilden und in den höheren Amniotengruppen (Vögel, Säugetiere) sich als die einzigen Vorfahren der definitiven Keimelemente erweisen.

Man wird mir vielleicht erwidern, daß es keinen Grund gebe, die sogenannten „Ureier" als Keimzellen in denjenigen Gruppen aufzufassen, in welchen sie ausnahmslos zugrunde gehen. Ich will gleich sagen, daß ich in den betreffenden Fällen die in Frage kommenden Gebilde nicht vom physiologischen, sondern vom vergleichend-anatomischen Standpunkt als Keimzellen auffasse. Morphologisch entsprechen sie vollkommen denjenigen Ureiern, welche in anderen Wirbeltiergruppen sich als lebensfähig erweisen und scheinen auch von den ersten sekundären Gonocyten derselben Tierart (z. B. beim Hühnchen) nicht unterscheidbar zu sein.

Es frägt sich nun, was für eine Bedeutung diese absterbenden Keimelemente haben können? Warum sollen sie ihre oft weiten Wanderungen auf der Suche nach der Genitalregion machen, um dort zugrunde zu gehen? Bringen sie nicht vielleicht ein Ferment mit sich, welches die Neubildung der sekundären Keimzellen an Ort und Stelle auslöst?

Diese Vermutung erscheint mir unbegründet, nachdem ich bei *Rana esculenta* gezeigt habe, daß die sekundären Keimzellen sich auf einem absolut (in Bezug auf Ureier) sterilen Boden massenhaft bilden können.

Wenn aber diese Elemente keine aktuelle Rolle spielen, läßt sich das Auf-

treten derselben im Laufe der Entwicklung auf eine andere Weise erklären. Mit POPOFF (1909) bin ich geneigt, sie als historische Reminiszenzen, als rudimentäre Gebilde aufzufassen.

Um meinen Standpunkt in der Frage nach der Erklärung des Dualismus der Keimzellen verständlich zu machen, werde ich genötigt sein, hier die Keimblätterlehre zu berühren. Vor einigen Jahren (1906) habe ich in einer russischen Publikation versucht, einen Abriß der Phylogenie des Mesoderms dem damaligen Zustande unserer Kenntnisse gemäß zu geben. Hier will ich einige diesbezügliche Thesen, die ich damals aufgestellt hatte, mit den kleinen Veränderungen anführen, die mir zurzeit notwendig erscheinen.

Für die vier Hauptbestandteile des Mesoderms der dreiblättrigen Tiere (Muskeln, Stützgewebe, Drüsen- und Keimelemente) kann man sich die phylogenetische Entwicklung folgendermaßen vorstellen:

1. Nach der Nervenmuskeltheorie von KLEINENBERG stellten die Muskelelemente am Anfang Bestandteile der inneren resp. äußeren Epithellamellen (bei zweiblättrigen Tieren) dar. Mit der Atrophie des epithelialen Teiles derselben kam der Muskelteil zwischen Ekto- und Entoderm zu liegen. Die beiderlei Muskelelemente und Uebergangsstadien zwischen denselben treffen wir jetzt z. B. bei den Actinien.

2. Die Rolle von Bindegewebselementen spielten zuerst die Epithelzellen des Ekto- und Entoderms, indem sie bald eine strukturlose Stützlamelle (*Hydra fusca*), bald eine mit Fibrillen durchsetzte Gallertmasse (z. B. Hydromedusen) absonderten. Später traten Zellelemente aus dem Epithelverbande aus und bevölkerten den dermogastralen Raum. So entstand das mesodermale Stützgewebe.

3. Die Drüsenelemente bildeten wahrscheinlich auch ursprünglich einen Bestandteil des Ekto- resp. Entoderms, dann verlagerte sich ein Teil derselben in den dermogastralen Raum.

4. Die Keimelemente, welche zweifellos schon vor der Entstehung der primären Keimblätter vorhanden waren (KLEINENBERG, 1886), sehen wir bei den Cnidarien in eines der letzteren verlegt. Schon bei den Ctenophoren und Plathelminthen bilden sie einen integrierenden Teil des Mesoderms.

5. Alle genannten Elemente sind zu einem Konglomerat von phylogenetisch verschiedenartigem Zellmaterial geworden, welches den dermogastralen Raum (primäre Leibeshöhle) ausfüllte und mit dem Namen „primäres Mesoderm" belegt sein kann (ED. MEYER, 1901).

6. Bei den ältesten dreiblättrigen Tieren lagen wahrscheinlich die Keimelemente frei mitten im Parenchym, wie wir es noch bei manchen Plattwürmern finden. Wenn man sich eine Anhäufung von Keimelementen an bestimmten

Punkten denkt, ist es leicht, sich die Anordnung der umgebenden Parenchymelemente zu einem Gonothel vorzustellen, welches ursprünglich aus somatischen Elementen bestand.

7. Von diesem phylogenetischen Momente ausgehend, nehme ich die Gonocöltheorie, wie sie von ED. MEYER (1890, 1901) und LANG (1903) entwickelt wurde, an. Aber meiner Ansicht nach sind alle aus der neuen Bildungsquelle exo- sowie endotropisch entstehenden Elemente keine Derivate eines Keimgewebes, sondern des zuerst sterilen Gonothelgewebes.

8. Die Summe aller Gewebe, welche sich von dem Gonothel bildeten und das primäre Mesoderm mehr oder weniger substituierten, läßt sich unter dem Begriffe „sekundäres Mesoderm" vereinigen. Einzelne histologische Elemente desselben machten wahrscheinlich die gleichen Etappen durch, wie die Elemente des primären Mesoderms, als sie sich unmittelbar aus den primären Keimblättern bildeten.

9. Nur primäres Mesoderm finden wir bei Cnidarien und Ctenophoren. Ueberwiegend ist ferner dasselbe bei den Plathelminthen. Ein gewisses Gleichgewicht zwischen primärem und sekundärem Mesoderm ist bei den Anneliden und, vielleicht, bei den Mollusken zu konstatieren. Bei Arthropoden und Vertebraten ist das sekundäre Mesoderm zur vollen Herrschaft gekommen. Aber auch innerhalb der letzteren Gruppe lassen sich Ueberreste des primären Mesoderms entdecken, z. B. die glatten Muskeln der Anurenhaut und der Schweißdrüsen der Säuger, die Kiemenknorpel von *Necturus* und Selachiern, die Skleroblasten der Fische.

Nun rechne ich die primären Gonocyten oder sogenannten „Ureier" der Wirbeltiere zu solchen Ueberresten des primären Mesoderms. In einem Fall, wie bei *Cymatogaster* (EIGENMANN, 1891) haben wir wahrscheinlich die Anklänge an die ältesten Zustände, wo noch keine Keimblätter vorhanden waren. Der Vorgang bei *Rana* (ALLEN, 1907, KUSCHAKEWITSCH, 1908) und *Bufo* (KING, 1908) wiederholt vielleicht ein etwas jüngeres phylogenetisches Stadium, auf welchem die Keimzellen sich aus den primären Keimblättern bildeten.

Die sekundären Gonocyten, welche auf eine oder andere Weise vom Mesoderm abzuleiten sind, stellen die phylogenetisch jüngsten Generationen dar, welche sich aus dem Gonothel ausgebildet und die älteren im Stamme der Vertebraten allmählich substituiert haben.

Bei diesen theoretischen Betrachtungen habe ich mich auf den Standpunkt der Gonocöltheorie, wie ich sie modifiziert habe, gestellt, weil sie mir auch jetzt noch die fruchtbarste von allen Cölomtheorien zu sein scheint. Es ist aber leicht zu sehen, daß man ebensogut eine andere, z. B. die Enterocöltheorie, annehmen könnte, ohne die von mir vorgeschlagene Erklärung des Dualismus der Keim-

zellen zu beeinträchtigen, wenn man überhaupt die zuerst von ED. MEYER aufgestellte Lehre von dem primären und sekundären Mesoderm als phylogenetisch verschiedenartigen Bildungen und von der Substitution des ersteren durch das letztere gelten läßt.

Wie es von verschiedenen Seiten hervorgehoben wurde, besteht die Hauptschwierigkeit der ED. MEYERschen Gonocöltheorie darin, daß in vielen Tiergruppen die Genitalzellen sich sehr früh, vor der Anlage des sekundären Mesoderms, von dem übrigen Embryonalmaterial trennen und erst später mit dem Cölom in Verbindung treten. SCHIMKEWITSCH (1896), ED. MEYER (1901) und LANG (1903) haben versucht, es auf die Caenogenesis zurückzuführen. Ohne die Gültigkeit dieser Erklärung für einige Wirbellosengruppen zu bestreiten, muß ich sagen, daß dieselbe für die primären Gonocyten der Vertebraten kaum anwendbar ist. Denn der Uebergang von der Herrschaft der primären Keimzellen zu derjenigen der sekundären läßt sich in diesem Stamme äußerst klar verfolgen. Die Gonocöltheorie von ED. MEYER würde ernst bedroht sein, wenn man dabei bliebe, das sekundäre Mesoderm von einem Keimgewebe abzuleiten. Ich glaube aber, daß sie mit den von mir vorgeschlagenen Aenderungen doch am meisten den vergleichend-anatomischen und embryologischen Tatsachen entsprechen wird.

Es könnte allerdings gegen meine Auffassung der Gonocöltheorie folgendes eingewandt werden. Die Spaltung des Mesoderms tritt gewöhnlich viel früher als die Keimelemente auf, während man nach meinen Auseinandersetzungen gerade das Gegenteil erwarten sollte. Ich glaube aber, es handelt sich in diesem Fall um eine Heterochronie, wie sie so oft in der Ontogenese beobachtet wird.

Weiter werden die Anhänger der WEISMANNschen Anschauungen schwerlich die sekundären Gonocyten von somatischen Elementen ableiten wollen. Aber die embryologischen Tatsachen bei Wirbeltieren sprechen so entschieden gegen die Möglichkeit, eine reine Keimbahn für diese Tiergruppe anzunehmen, daß von einer scharfen Trennung von somatischen und germinativen Elementen keine Rede sein kann. Ich werde hier nicht den alten Streit erneuern, will aber doch auf die Untersuchungen von CHILD (1907) hinweisen, welcher die Entstehung der Keimzellen aus funktionierenden Muskelzellen bei *Moniezia* feststellte, eine Tatsache — die Richtigkeit der Beobachtungen dieses Forschers vorausgesetzt — welche für die Frage von größter Bedeutung ist.

Die Abstoßung der Gonocyten.

BOUIN (1901) fand, daß in einem gewissen Moment der Entwicklung der Keimanlage von *Rana temporaria*, nämlich dicht vor der Geschlechtsdifferenzierung, ein großer Teil der Urkeimzellen abgestoßen wird. Weder konnte DUSTIN (1907)

für *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris*, noch KING (1908) für *Bufo lentiginosus* das Vorkommen eines derartigen Prozesses konstatieren. DUSTIN hat sogar die Meinung ausgesprochen, daß es sich bei BOUIN um Artefacta handele. Nun war ich imstande, die diesbezüglichen Angaben des letztgenannten Forschers zu bestätigen.

Obgleich BOUIN keine Erklärung des von ihm entdeckten Vorganges mit Sicherheit geben konnte, meinte er, daß die Sache vielleicht in einen Zusammenhang mit der Differenzierung des Geschlechtes zu bringen sei, und zwar, daß es sich um die Elimination der weiblichen Keimzellen aus männlichen Anlagen handle.

Ich habe die Abstoßung der Keimzellen nicht nur auf den Stadien beobachtet, auf welchen keine Geschlechtsdifferenzierung eingetreten war, sondern auch bald nach derselben und zwar bei typischen Weibchen. Außerdem habe ich denselben Prozeß in den intermediären Kulturen verfolgen können, in welchen die Keimanlagen bekanntlich sich wenigstens bis zur Metamorphose als weibliche verhalten. Wenn man von einer gewissen sexuellen Polarität der abgestoßenen Elemente sprechen will, sollte man den Standpunkt von BOUIN modifizieren und annehmen, daß in jedem Geschlecht die Abstoßung von Keimzellen des anderen stattfindet.

Schlußbemerkungen.

Wir haben uns überzeugen können, wie mannigfaltig der Entwicklungsgang der Keimdrüsen von *Rana esculenta* ist. Als Faktoren, welche diese Verschiedenheit in dem Entwicklungscharakter der Drüsen bedingen, haben sich im Laufe meiner Untersuchungen herausgestellt:

1. Die Herkunft der Eltern. So haben in meinen Zuchten die Lochhausener Frösche lauter intermediären Formen den Ursprung gegeben, die Irschinhausener getrenntgeschlechtlichen (vergl. auch PFLÜGER, 1882). Dabei scheinen nicht nur die Eier, sondern auch das Sperma in Betracht zu kommen. So unterscheiden sich, z. B. wie man aus den Protokollauszügen sieht, die Kulturen No. 8 und 9 nur dadurch, daß in einem Fall ein Irschinhausener Sperma, im anderen italienisches zur Befruchtung von Eiern desselben Weibchens benützt wurde. Dies genügte, damit in den entsprechenden Kulturen die zwei Entwicklungsreihen NR. IIa und NR. IIb zustande kämen.

2. Der Reifegrad der Eier. Wir haben gesehen, daß durch die Ueberreife sowohl solcher Eier, welche geschlechtlich differenzierte, als auch solcher, welche intermediäre Kulturen geben, der Entwicklungscharakter des Hodens mächtig beeinflußt wird.

Schon die angeführten Tatsachen lassen auf eine ungeheure Labilität des Entwicklungsganges der Keimdrüsen von *Rana esculenta* schließen. Es frägt

sich nun, ob es nur eine Eigenschaft dieser Species, oder eine allgemeine Erscheinung im Stamme der Vertebraten ist. A priori läßt sich diese Frage nicht entscheiden, und es fehlen entsprechende Untersuchungen vollkommen.

Es gab eine Zeit, wo man die Hauptfragen der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen auf Grund von Beobachtungen an einer Art in bezug auf alle Vertebraten beantworten wollte, so fest war man von der Einheitlichkeit der Evolution der Keimdrüsen wenigstens im Bereiche dieses Stammes überzeugt. Obgleich man zurzeit weniger geneigt ist, direkte Beobachtungen durch Analogien zu ersetzen, tragen doch so ernste Forscher wie v. WINIWARTER und SAINMONT (1909) kein Bedenken, mit den für die Katze von ihnen beobachteten Tatsachen diejenigen zu bekämpfen, welche von SKROBANSKY (1903) für das Schwein angegeben waren. Das Beispiel des Frosches, wo bei derselben Art die verschiedensten Entwicklungsmodi verwirklicht sind, wird, hoffe ich, in dieser Beziehung genügend zur Vorsicht mahnen.

Jetzt, wo ich am Schlusse meiner Arbeit angekommen bin, drängt es mich, meines hochverehrten Lehrers Herrn Geheimrat Prof. R. HERTWIG zu gedenken. Ihm verdanke ich die Anregung und stete Förderung dieser ganzen Untersuchung. Denn nur durch Einrichtung der für dieselbe nötigen Aquarien, durch die gütige Erlaubnis, die von ihm gezüchteten Froschkulturen für meine Zwecke zu benützen, die Uebergabe von vielen fertigen Präparaten und nicht zuletzt durch die vieljährige Gastfreundschaft, die ich in seinem Institut genossen habe, konnte meine Arbeit in diesem Maßstab durchgeführt werden.

Anhang 1.

Auszüge aus den bei der Züchtung von Rana esculenta geführten Protokollen.

Versuch A.

Herkunft der beiden Eltern: Irschinhausen (im Isartal).

Kopulieren in Gefangenschaft am 31. V. 1907 um 12 Uhr d. und es beginnt gleich die Eiablage. Um 6 Uhr p. werden die Tiere getrennt. Am 4. VI. um 8 Uhr a. wird die künstliche Befruchtung unternommen. In den beiden Kulturen gehen so gut wie alle Eier an und furchen sich in einem höchst gleichmäßigen Tempo. Auf dem Stadium der Gastrula 3 Sterbefälle in der normalen Kultur (No. 1) und 5 in der Spätbefruchtungskultur (No. 2). Beim Ausschlüpfen hat die Zählung 205 Individuen in der normalen und 434 in der Spätbefruchtungskultur

erwiesen. Bis zur Metamorphose (Anfang 12. VIII. für die normale und 16. VIII. für die Spätbefruchtungskultur) sind noch 9 Sterbefälle in der ersten und 12 in der zweiten zu beklagen. Während der Metamorphose ist das Geschlecht leicht zu bestimmen. Die normale Kultur (No. 1) wird im Laufe der ersten zwei Monate nach der Metamorphose abgetötet, die Spätbefruchtungskultur (No. 2) teilweise bis Mai 1909 gezüchtet (5 Individuen überwinterten zweimal). Die Ergebnisse des Versuches in bezug auf Sexualitätsverhältnisse und Sterblichkeit lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

No. der Kultur	Charakter der Kultur	Zeitintervalle zwischen den zwei Befruchtungen	Sterblichkeit in %	Zahl der in bezug auf das Geschlecht untersuchten Individuen	Zahl der ♂	Zahl der ♀	Prozentsatz der ♂	Prozentsatz der ♀	Bemerkungen
1	Normale Kultur	89 St.	6	111	58	53	53	47	—
2	Spätbefruchtungskultur		4	300	299	0	100	0	Ein bilateraler Hermaphrodit in der Kultur No. 2

Versuch B.

Pärchen aus dem Dachauer Moos (Lochhausen). Kopuliert am 19. V. 1907 um 3 Uhr p. und wird um 1/28 Uhr p. ohne Eiablage getrennt. Zweite Kopulation am 20. V. 9 Uhr a., Anfang der Eiablage 10 Uhr a. Die Tiere werden um 12 Uhr d. getrennt. Künstliche Befruchtung am 23. V. um 10 Uhr a.

Kultur No. 3, normal. Entwickelt sich zuerst gut, vereinzelte Sterbefälle. Beim Ausschlüpfen 340 Individuen vorhanden. Nur 39 Tiere bleiben bis zur Metamorphose am Leben. Alle erweisen sich als PFLÜGERsche Hermaphroditen.

Spätbefruchtungskultur No. 4, Ueberreife der Eier 71 Stunden. Kolossale Sterblichkeit auf den ersten Stadien. 150 Larven schlüpfen aus, davon sind 26 bis zur Metamorphose zu züchten. Alle sind PFLÜGERsche Hermaphroditen.

Versuch C.

Pärchen aus Lochhausen. Kopuliert in der Nacht vom 19.—20. V. 1907, den 20. V. um 12 Uhr d. werden die Tiere ohne Eiablage getrennt; am 21. V. werden sie vereinigt, kopulieren aber nicht mehr. Das Weibchen legt spontan unbefruchtete Eier ab. Künstliche Befruchtung am 23. V. 10 Uhr a.

Kultur No. 5. Etwa 1/4 der Embryonen sterben vor dem Ausschlüpfen ab. Dann werden 120 Larven gezählt. Noch 19 von denselben sterben vor der Metamorphose ab. Das Geschlecht wurde nach derselben für 76 Tiere bestimmt: es waren 71 Männchen und 5 PFLÜGERsche Hermaphroditen vorhanden.

Angaben über andere für meine Untersuchungen benützte Kulturen (alle als normale angesetzt)[1].

Kultur No. 6. Herkunft der Eltern: Irschinhausen. Spontane Eiablage am 28. V. 1907. Es metamorphosieren 215 Tiere, welche folgende Sexualitätsverhältnisse zeigen: 112 ♂ : 103 ♀.

Kultur No. 7. Pärchen aus Lochhausen. Spontane Eiablage am 14. V. 1907. Alle 241 metamorphosierten Tiere erweisen sich als typische intermediäre Formen.

Kultur No. 8. Eltern aus Irschinhausen. Künstliche Befruchtung am 4. VI. 1908. Geschlechtsverhältnisse: 84 ♂ : 86 ♀.

Kultur No. 9. Dasselbe Weibchen, Männchen aus der Umgebung von Florenz. Geschlechtsverhältnisse: 176 ♂ : 114 ♀.

Kultur No. 10. Eltern aus Lochhausen. Künstliche Befruchtung am 14. V. 1908. Geschlechtsverhältnisse: 73 ♂ : 21 ♀♂♂ : 62 ♀♂ : 31 ♀♀♂ : 0 ♀[2]).

Kulturen No. 11—12. Zwei Eierportionen eines Weibchens aus Irschinhausen werden der Reihe nach mit Irschinhausener (No. 11) und italienischem (No. 12) Sperma am 4. VI. 1908 befruchtet. Resultate:

No. 11 : 53 ♂ : 2 ♀.
No. 12 : 153 ♂ : 1 ♀.

Kulturen No. 13—15. Drei Eierportionen eines Irschinhausener Weibchens werden der Reihe nach mit Irschinhausener (No. 13), Lochhausener (No. 14) und italienischem (No. 15) Sperma am 4. VI. 1908 befruchtet. Sexualitätsverhältnisse:

No. 13 : 103 ♂ : 0 ♀.
No. 14 : 150 ♂ : 3 ♀♂
No. 15 : 167 ♂ : 2 ♀.

---

1) Die Kulturen No. 8—15 wurden von Prof. R. HERTWIG gezüchtet, und die entsprechenden Anlagen sind ihm zu verdanken.

2) ♀♂ bedeutet PFLÜGERscher Hermaphrodit; ♀♂♂ dasselbe, mit einem Stich ins Männliche; ♀♀♂ dasselbe, mit einem Stich ins Weibliche.

Anhang 2.

Tabellen.

Tabelle I.

Topographie, Ausdehnung und Gonocytenzahl der Keimanlagen während der ersten Entwicklungsperiode (Larven $6^1/_2$—12 mm lang). Normalreihe I.

Länge der Larven in mm	Länge des Rumpfes: Schnittzahl (Schnitte à 10 μ)	Länge des Rumpfes: mm	Alter in Tagen nach der Befruchtung	Zahl der Schnitte zwischen dem Vorderende der Larve und dem Vorderende der Keimregion	Zahl der Schnitte zwischen dem Vorderende der Larve und dem Hinterende der Keimregion	Zahl der Schnitte durch die Keimregion	Abstand des Vorderendes der Keimanlage von dem Vorderende der Larve in °/₀ der Rumpflänge	Abstand des Hinterendes der Keimanlage von dem Vorderende der Larve in °/₀ der Rumpflänge	Länge der Keimregion in °/₀ der Rumpflänge	Zahl der Keimzellen in den beiden Keimanlagen	Zahl der Schnitte durch die linke Keimanlage	Zahl der Schnitte durch die rechte Keimanlage	Zahl der Keimzellen in der linken Keimanlage	Zahl der Keimzellen in der rechten Keimanlage	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
$6^1/_2$	358	3,6	10	223	245	23	62	68	7	—	—	—	—	—	a
$6^1/_2$	397	4,0	10	241	265	25	60	65	6	—	—	—	—	—	b
$6^1/_2$	383	3,8	12	245	274	30	64	71	8	28	30	27	16	12	c
$6^1/_2$	370	3,7	13	215	267	53	58	72	15	28	53	44	16	12	d
7	390	3,9	10	212	278	67	54	65	12	89	66	67	43	46	e
7	360	3,6	12	209	276	68	58	73	16	99	68	65	52	47	f
8	398	4,0	13	241	297	57	60	72	13	67	53	48	39	28	g
8	362	3,6	14	203	259	57	56	71	16	51	56	54	31	20	h
$8^1/_2$	426	4,3	17	284	336	53	66	79	14	98	53	37	50	48	i
$9^1/_2$	442	4,4	19	303	346	44	68	78	11	198	43	42	82	116	j
$10^1/_2$	508	5,1	27	360	392	33	65	77	13	514	44	43	255	259	k
11	529	5,3	31	358 [1])	407 [1])	50	68	76	9	782	47	44	408	374	l
12	—	5,5	27	—	—	—	—	—	—	579	69	51	240	338	m
12	550	5,5	31	352 [1])	416 [1])	64	64	75	11	437	64	53	308	129	n

Tabelle II.

Topographische Beziehungen der Keimanlage zu der Mündungsstelle der WOLFFschen Gänge in die Kloake (Larven bis $9^1/_2$ mm Länge). Normalreihe I.

Länge der Larve in mm	Länge des Rumpfes: Schnittzahl (Schnitte à 10 μ)	Länge des Rumpfes: mm	Alter in Tagen nach der Befruchtung	Abstand des Hinterendes der Keimregion vom Vorderende der Larve: Schnittzahl	Abstand des Hinterendes der Keimregion vom Vorderende der Larve: °/₀ der Rumpflänge	Abstand der Mündung der WOLFFschen Gänge in die Kloake vom Vorderende der Larve: Schnittzahl	Abstand der Mündung der WOLFFschen Gänge in die Kloake vom Vorderende der Larve: °/₀ der Rumpflänge	
1	2	3	4	5	6	7	8	
4	352	3,5	8	—	—	327	90	a
5	389	3,9	9	—	—	345	88	b
$5^1/_2$	404	4,0	9	—	—	359	88	c
6	395	4,0	10	—	—	353	89	d
6	408	4,1	11	—	—	349	86	e
$6^1/_2$	358	3,6	10	245	68	321	89	f
$6^1/_2$	397	4,0	10	265	65	341	86	g
$6^1/_2$	383	3,8	12	274	71	339	88	h
$6^1/_2$	370	3,7	13	267	72	321	86	i
7	390	3,9	10	278	65	355	91	j
7	360	3,6	12	276	73	316	88	k
$8^1/_2$	426	4,3	17	336	79	382	90	l
$9^1/_2$	442	4,4	19	346	78	389	88	m

1) In diesem Fall ist nur der gonale Abschnitt in Betracht gezogen.

Tabelle IV.

Topographie und Ausdehnung der Keimanlage während der ersten Entwicklungsperiode (Larven $7^1/_2$—11 mm lang). Spätbefruchtungsreihe.

Länge der Larven in mm	Länge des Rumpfes: Schnittzahl (Schnitte à 10 μ)	Länge des Rumpfes: mm	Alter in Tagen nach der Befruchtung	Zahl der Schnitte zwischen dem Vorderende der Larve und dem Vorderende der Keimregion	Zahl der Schnitte zwischen dem Vorderende der Larve und dem Hinterende der Keimregion	Zahl der Schnitte durch die Keimregion	Abstand des Vorderendes der Keimanlage von dem Vorderende der Larve in %derRumpflänge	Abstand des Hinterendes der Keimanlage von dem Vorderende der Larve in %derRumpflänge	Länge der Keimregion in % der Rumpflänge	Zahl der Keimzellen in den beiden Keimanlagen	Zahl der Schnitte durch die linke Keimanlage	Zahl der Schnitte durch die rechte Keimanlage	Zahl der Keimzellen in der linken Keimanlage	Zahl der Keimzellen in der rechten Keimanlage	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
$7^1/_2$	381	3,8	13	210	305 [1])	95 [1])	55	80 [1])	25 [1])	—	—	—	—	—	a
9	540	5,4	15	301	334	33	55	62	7	0	33	33	0	0	b
10	560	5,6	24	355	390	35	63	69	6	0	34	35	0	0	c
11	575	5,8	24	375	435	60	65	75	10	0	52	56	0	0	d

Tabelle V.

Variationen in dem Entwicklungsgrad des Hodens bei ausmetamorphosierten Tieren aus der Spätbefruchtungsreihe.

Größe des Tieres in mm	Alter nach der Befruchtung in Tagen	Tage, resp. Monate vor oder nach der Metamorphose	Rechter Hoden: Entwicklungsgrad durch einen Buchstaben symbolisch bezeichnet	Rechter Hoden: Entsprechende Abbildung (No. der Tafelfigur)	Linker Hoden: wie Spalte 4	Linker Hoden: wie Spalte 5	
1	2	3	4	5	6	7	
38/17 [15/2] [2])	73	—x [3])	C	Fig. 61	C	Fig. 61	a
48/22 [33/2]	95	—1 bis —2 Tage [4])	C	„ 61	A	„ 53	b
45/20 [45/2]	93	2 Tage	—	—	C	„ 61	c
47/18 [45/2]	88	5 „	A	Fig. 53	B	„ 54	d
24/19 [47/2]	92	8 „	B	„ 54	B	„ 54	e
19/18 [45/2]	93	11 „	C	„ 61	C	„ 61	f
18/18 [45/2]	96	15 „	C	„ 61	C	„ 61	g
19/19 [44/2]	99	20 „	D	„ 62	D	„ 62	h
20/20 [50/2]	132	1 Monat	D	„ 62	D	„ 62	i
20/20 [45/2]	148	$1^1/_2$ Monate	D	„ 62	B	„ 54	j
18/18 [45/2]	146	2 „	D	„ 62	D	„ 62	k
19/19 [48/2]	188	$2^1/_2$ „	D	„ 62	B	„ 54	l
18/18 [49/2]	223	$4^1/_2$ „	—	—	E	„ 38	m
18/18 [46/2]	255	$5^1/_2$ „	D	Fig. 62	B	„ 54	n
18/18 [50/2]	315	$7^1/_2$ „	—	—	D	„ 62	o
20/20 [51/2]	349	$8^1/_2$ „	—	—	E	„ 38	p

1) Die hintere Grenze der Keimanlage ist auf diesem Stadium schwer zu definieren, deshalb sind die Zahlen der Spalten 6, 7, 9, 10 bei a nur approximativ.

2) Wegen der Bedeutung dieser Bezeichnungen s. p. 93.

3) Etwa eine Woche vor dem Ausbruch der vorderen Extremitäten.

4) 1—2 Tage vor dem Durchbruch der vorderen Extremitäten.

Tabelle III.

Topographische Beziehungen der Keimanlage zum ersten Paar der Nierenkanälchen (Larven 8—11 mm lang). Normalreihe I.

Länge der Larve in mm	Länge des Rumpfes: Schnittzahl (Schnitte à 10 μ)	Länge des Rumpfes: mm	Alter in Tagen nach der Befruchtung	Abstand des Hinterendes der Keimanlage vom Vorderende der Larve: Schnittzahl	Abstand des Hinterendes der Keimanlage vom Vorderende der Larve: % der Rumpflänge	Abstand der Anlage der ersten Nierenkanälchen vom Vorderende der Larve: Schnittzahl	Abstand der Anlage der ersten Nierenkanälchen vom Vorderende der Larve: % der Rumpflänge	
1	2	3	4	5	6	7	8	
8	398	4	13	297	72	303	76	a
8	362	3,6	14	259	71	272	75	b
8½	426	4,3	17	336	79	340	79	c
9½	442	4,4	19	346	78	348	78	d
10½	508	5,1	27	392	77	389	76	e
11	529	5,3	31	407	76	405	76	f

Tabelle VI.

Größenverhältnisse der geschlechtlich differenzierten Keimanlagen (Länge des progonalen Abschnittes, des gonalen, des epigonalen, des gonalen + epigonalen, Gesamtlänge der Anlage; maximale Höhe und Breite des gonalen Abschnittes). Normalreihe I.

Größe der Tiere	Länge der Genitalanlage in mm: rechts: progonal	gonal	epigonal	gon. + epig.	Gesamtlänge der Anlage	links: progonal	gonal	epigonal	gon. + epig.	Gesamtlänge der Anlage	Höhe der Genitalanl.: rechts	links	Breite der Anlage: rechts	links	Bemerkungen	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
♂																
12,5/5 [0/2]	0,182	0,500	0,000	0,500	0,682	0,188	0,442	0,075	0,517	0,705	0,088	0,100	0,056	0,044		a
16/8 [0/2]	0,122	0,554	0,079	0,633	0,775	0,171	1,049	0,083	1,132	1,303	0,112	—	0,064	—		b
19/9 [0/2]	0,295	0,234	0,422	0,658	0,951	0,292	0,780	0,244	1,024	1,316	0,112	—	0,096	—		c
22/10 [1,5/2]	0,181	0,591	0,113	0,704	0,885	0,357	0,679	0,119	0,898	1,155	—	0,120	—	0,076		d
23/11 [2/2]	0,303	0,585	0,282	0,867	1,170	0,439	0,756	0,067	0,823	1,262	--	0,104	—	0,076		e
25/12 [4/2]	0,636	0,863	0,318	1,181	1,817	0,545	1,136	0,409	1,545	2,090	0,152	—	0,112	—		f
27/13 [3/2]	0,982	0,446	0,535	0,981	1,963	0,937	0,670	0,625	1,295	2,232	—	—	—	—		g
30/14 [4/2]	0,454	0,637	0,680	1,317	1,771	—	—	—	—	—	—	—	—	—		h
39/18 [15/2]	0,545	0,909	0,863	1,772	2,317	1,828	1,318	1,353	2,671	4,499	—	0,196	—	0,152	in Metamorphose	i
38/18 [30/2]	1,318	0,591	0,773	1,364	2,683	1,045	0,927	1,288	2,215	3,260	—	0,216	—	0,224	in Metamorphose	j
16/16 [37/2]	0,454	0,363	0,273	0,636	1,090	0,641	0,500	0,154	0,654	1,295	--	0,363	—	0,230	in Metamorphose	k
18/18 [47/2]	—	—	—	—	—	0,929	0,909	0,284	1,193	2,122	—	0,416	—	0,256		l
♀																
13/6 [0/2]	0,268	0,585	0,069	0,654	0,921	0,212	0,678	0,085	0,763	0,975	—	—	—	—		m
13/7 [0/2]	0,055	0,507	0,055	0,582	0,617	0,318	0,774	0,212	0,956	1,274	—	0,096	—	0,052		n
14,5/7 [0/2]	0,140	0,886	0,167	1,053	1,193	0,463	0,878	0,195	1,073	1,536	0,088	—	0,060	—		o
19/9 [0/2]	0,244	0,853	0,170	1,023	1,267	0,390	0,858	0,210	1,068	1,458	—	0,116	—	0,072		p
21/10 [1/2]	0,246	0,590	0,310	0,898	1,144	—	—	—	—	—	0,168	—	0,108	—		q
23/11 [2/2]	0,436	0,844	0,253	1,097	1,532	0,415	0,939	0,292	1,231	1,646	0,176	—	0,132	—		r
27/13 [3/2]	0,561	0,866	0,270	1,136	1,697	0,636	1,363	0,238	1,601	2,237	0,304	—	0,172	—		s
34/16 [7/2]	0,682	0,909	0,409	1,318	2,000	0,818	1,181	0,272	1,453	2,271	0,248	—	0,188	—		t
40/18 [17/2]	0,818	1,727	0,410	2,137	2,955	1,591	2,500	0,318	2,818	4,409	0,392	0,388	0,253	0,280	in Metamorphose	u
38/18 [46/2]	0,591	1,681	0,110 [1])	—	—	1,363	2,045	0,280 [1])	—	—	0,827	0,880	0,342	0,360	in Metamorphose	v

1) Der epigonale Abschnitt der Keimdrüse liegt unter dem gonalen.

Tabelle VII.

Desgleichen für den Hoden in der Spätbefruchtungsreihe.

Größe des Tieres	Länge der Genitalanlage in mm										Höhe der Anlage		Breite der Anlage		Bemerkungen	
	rechts					links										
	progonal	gonal	epigonal	gon. + epigon.	Gesamtlänge der Anlage	progonal	gonal	epigonal	gon. + epigon.	Gesamtlänge der Anlage	rechts	links	rechts	links		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
16/8 [0/2]	—	—	—	—	0,554	—	—	—	—	0,730	0,088	0,072	0,052	0,048		a
18/9 [0/2]	—	—	—	—	0,827	—	—	—	—	0,817	0,112	0,096	0,064	0,052		b
21/10 [0/2]	—	—	—	—	0,707	—	—	—	—	0,819	—	—	—	—		c
24/11 [1/2]	0,157	—	—	1,070	1,227	0,482	—	—	1,290	1,772	0,144	—	0,080	—		d
31/14 [2/2]	0,322	—	—	1,041	1,363	0,432	—	—	1,454	1,886	0,232	—	0,160	—		e
33/16 [4/2]	0,863	—	—	1,045	1,909	0,250	—	—	1,613	1,863	—	0,152	—	0,120		f
35/17 [7,5/2]	0,886	—	—	1,363	2,249	1,102	—	—	1,545	2,647	—	0,088	—	0,064		g
38/18 [15/2]	1,007	0,432	0,386	0,818	1,825	1,227	0,456	0,545	1,001	2,228	—	0,240	—	0,160		h
42/18 [28/2]	0,818	—	—	1,181	1,999	1,271	—	—	1,363	2,634	—	—	—	—		i
48/22 [33/2]	1,136	—	—	1,905	3,041	1,184	—	—	2,045	3,226	—	0,264	—	0,203		j
19/19 [44/2]	0,973	0,321	0,182	0,503	1,476	1,850	0,457	0,318	0,775	2,625	—	0,296	—	0,192		k
20/20 [51/2]	—	—	—	—	—	2,090	0,638	0,362	1,000	3,090	—	0,496	—	0,368		l

Anmerkung: Da in der Spätbefruchtungsreihe das Keimgewebe erst kurz vor der Metamorphose auftritt, ist der progonale Abschnitt nur dann zu unterscheiden, wenn er durch eine Einkerbung von dem gonalen abgetrennt wird. Der epigonale Abschnitt läßt sich noch später abgrenzen, nämlich wenn die Spermatogonien im gonalen Abschnitte erscheinen.

Tabelle VIII.

Desgleichen für die intermediäre Keimdrüse.

Größe des Tieres in mm	Länge der Genitalanlage in mm										Höhe der Anlage		Breite der Anlage		Bemerkungen	
	rechts					links										
	progonal	gonal	epigonal	gon. + epigon.	Gesamtlänge der Anlage	progonal	gonal	epigonal	gon. + epigon.	Gesamtlänge der Anlage	rechts	links	rechts	links		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
16/8 [0/2]	0,195	0,634	0,054	0,688	0,883	0,208	0,853	0,049	0,902	1,170	0,088	—	0,080	—		a
20/9 [0/2]	0,075	1,073	0,061	1,134	1,209	0,365	1,183	0,068	1,251	1,616	0,096	—	0,096	—		b
23/11 [3/2]	0,061	1,378	0,071	1,449	1,510	0,341	1,122	0,097	1,219	1,560	0,112	—	0,096	—		c
26/13 [3/2]	0,141	1,602	0,149	1,751	1,892	0,250	1,432	0,137	1,569	1,819	—	0,152	—	0,104		d
32/15 [7/2]	0,295	1,709	0,099	1,808	2,103	0,364	2,023	0,107	2,130	2,494	0,184	—	0,104	—		e
39/19 [14/2]	0,637	2,568	0,182	2,750	3,087	0,910	2,500	0,204	2,704	3,614	0,216	—	0,144	—		f
25/19 [61/2]	—	2,910	0,143 [1])	—	—	—	—	—	—	—	0,528	—	0,464	—	in Metamorph. begriffen	g
26/26 [69/2]	1,273	3,289	0,131 [1])	—	—	1,027	3,316	0,138 [1])	—	—	0,536	0,418	0,304	0,352		h

1) Der epigonale Abschnitt der Keimdrüse liegt unter dem gonalen.

Literaturverzeichnis.

ALLEN, B. M. (1904), The embryonic development of the ovary and testis of the Mammalia. Amer. Journ. Anat., Vol. 3.

— (1905), The embryonic development of the rete-cords and sex-cords of Crysemys. Ebenda, Vol. 5.

— (1906), The origin of the sex-cells of Crysemys. Anat. Anz., Bd. 29.

— (1907), An important period in the history of the sex-cells of Rana pipiens. Ebenda, Bd. 31.

— (1907 a), A statistical study of the sex-cells of Chrysemys. Ebenda, Bd. 30.

— (1909), The origin of the sex-cells of Amia and Lepidosteus. Anatomical Record, Vol. 3.

AMANN, J. A. (1899), Ueber die Bildung von Ureiern und primärfollikelähnlichen Gebilden im senilen Ovarium. Festschr. f. KUPFFER, Jena.

ANCEL, P. (1902), Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biol., T. 19.

BALBIANI, E. G. (1879). Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris.

BALFOUR, F. M. (1878), On the structure and development of Vertebrate ovary. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 18, N. S.

BATAILLON, E. (1891), Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Ann. de l'Univers. de Lyon, T. 2.

BEARD, J. (1900), The morphological continuity of the germ-cells in Raja batis. Anat. Anz., Bd. 17.

— (1902), The numerical law of the germ-cells. Ebenda, Bd. 21.

— (1902 a), Heredity and the epicycle of the germ-cells. Biol. Centralbl., Bd. 22.

— (1904), The germ-cells. Part. 1. Journ. Anat. and Phys., Vol. 38.

BENDA, C., (1887), Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30.

— (1898), Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. 1. Teil. Ueber die vegetativen Geschlechtszellen. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., Jahrg. 1898.

BÖHI, U. (1904), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei Salmoniden. Morph. Jahrb., Bd. 32.

BORN, G. (1881), Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr.

— (1894), Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

BORNHAUPT, TH. (1867), Untersuchung über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Dorpat.

BOUIN, M. (1901), Histogénèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria (L.). Arch. de Biol., T. 17.

BOURNE, A. G. (1884), On certain abnormalities in the common frog. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 24, N. S.

BRANDT, AL. (1877), Fragmentarische Bemerkungen über das Ovarium des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28.

BRAUN, MAX (1877), Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 4.

BROCK, J. (1881), Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. 2.

DE BRUYNE, C. (1899), La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. Anat. Anz., Bd. 16 (Verh. Anat. Ges. 9).

BUGNION, E., et POPOFF, N. (1907), La signification des faisceaux spermatiques. Bibliogr. Anat., T. 16.

CAPUA-GIUFFRÉ, A. (1908), Contributo alla conoscenza della spermatogenesi della Phyllirhoe bucephala. „Biologica."

CERRUTI, A. (1903), Contribuzione per lo studio del organo di BIDDER nei Bufonidi. II. Presenza di spermii nel organo. Bull. Soc. Nat. Napoli, Vol. 17.

— (1907), Sopra due casi di anomalia dell' apparato riproduttore nel Bufo vulgaris LAUR. Anat. Anz., Bd. 30.

CHILD, C. M. (1907), The development of germ-cells from differentiated somatic cells in Moniezia. Anat. Anz., Bd. 29.

CHOLODKOWSKY, N. (1892), Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zoolog. Anz., Jahrg. 15.

— (1894), Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Ebenda, Jahrg. 17.

COERT, H. J. (1898), Over de Ontwikkeling en den Bouw van de Geschlachtsklier bij de Zoogdieren meer in het bijzonder van den Eierstok. Diss. inaug., Leiden.

COLE, F. J. (1895), On case of hermaphrodit in Rana temporaria. Anat. Anz., Bd. 11.

CORI, K. I. (1906), Hermaphroditismus bei Fischen (Referat). Stenogr. Protok. Verh. Intern. Fischerei-Kongreß, Wien 1905.

CUÉNOT, L. (1899), Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. de la France et de la Belgique.

CUNNINGHAM, J. T. (1887), Reproductive elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 27, N. S.

DAVIS, H. SP. (1908), Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Comp. Zoöl. at Harvard-College, Vol. 53.

DUSTIN, A. P. (1907), Recherches sur l'origine des gonocytes chez les Amphibiens. Arch. de Biol., T. 23.

DUVAL, MATH. (1880), Recherches sur la spermatogénèse chez la Grenouille. Revue Sc. Natur.

v. EBNER, V. (1888), Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 31.

EGLI, TH. (1876), Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. I. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug.-Diss. Zürich.

EIGENMANN, C. H. (1891), On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus GIBBONS. Journ. of Morphol., Vol. 5.

— (1896), Sex-differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4.

EISMOND, J. (1898), Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier. Bibliogr. Anat., T. 6.

FELIX, W. und BÜHLER, A. (1906), Die Entwickelung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre d. Wirbelt., herausgeg. v. O. HERTWIG, Bd. 3, Teil 1.

FRIEDMANN, F. (1898), Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52.

— (1898a), Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Ebenda, Bd. 52.

FÜRBRINGER, M. (1878), Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb., Bd. 4.

GAUPP, E. (1904), A. ECKERS und R. WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches ... bearb. v. Dr. E. GAUPP, 3. Abt., Braunschweig.

GEGENBAUR, C. (1870), Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl., Leipzig.

GEMMILL, J. F. (1896), Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiolog., Anat. Abt., Jahrg. 1896.

GÉRARD, P. (1909), Recherches sur la spermatogénèse chez Stenobothrus bigutulus (LINN.). Arch. de Biol., T. 24.

GIANELLI, L. (1905), Contributo alla migliore conoscenza dello sviluppo delle ghiandole genitali nei Mammiferi (Lepus cuniculus). Monitore Zoologico Italiano, Vol. 16.

GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocyte e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 18.

GIGLIO-TOS, E. (1896), Sull' origine dei corpi grassi negli Anfibi. Att. R. Accad. Sc. Torino, Vol. 31.

GILES, E. A. (1888), Development of the fat-bodies in Rana temporaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 29, N. S.

GILSON, G. (1885—6—8), Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule, T. 1, 2, 4.

GÖTTE, ALEX. (1875), Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig.

GRÜNBERG, K. (1903), Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 74.

HAECKEL, E. (1874), Anthropogenie. Leipzig.

HALL, R. W. (1904), The development of the mesonephros and the Müllerian duct in Amphibia. Bull. of the Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll., Vol. 45.

HARZ, N. (1883), Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22.
HERMANN, F. (1889), Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.
HERTWIG, O. (1877), Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Zweiter Teil. Morph. Jahrb., Bd. 3.
— (1888), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena.
HERTWIG, R. (1905), Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 15. Jahresvers.
— (1906), Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda, 16. Jahresvers.
— (1907), Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda, 17. Jahresvers.
HOFFMANN, C. K. (1886), Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.
— (1889), Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Ebenda, Bd. 48.
— (1892), Étude sur le développement de l'appareil urogénital des oiseaux. Verh. Kon. Akad. Wet. Amsterdam.
IWAKAWA, T. (1882), The genesis of the Egg in the Triton. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 22, N. S.
JANOŠIK, J. (1885), Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 91.
— (1890), Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems. Ebenda, Bd. 99.
JARVIS, M., (1908), The segregation of the germ-cells of Phrynosoma cornutum. (Prem. note.) Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab. Woods Holl, Mass., Vol. 15.
JENSEN, O. S. (1883), Recherches sur la spermatogénèse. Arch. de Biol., T. 4.
JÖRGENSEN, M. (1908), Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2.
JUNGERSEN, H. F. E. (1889), Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 9.
KENT, A. F. S. (1885), A case of abnormal development of the reproductive organs in the frog. Journ. Anat. and Phys., Vol. 19.
KING, H. D. (1907), Food as a factor in the determination of sex in Amphibians. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Holl, Vol. 13.
— (1908), The Oögenesis of Bufo lentiginosus. Journ. of Morph., Vol. 19.
— (1908 a), The structure and development of BIDDER'S Organ in Bufo lentiginosus. Ebenda, Vol. 19.
— (1909), Studies on sex-determination in amphibians. II. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Holl, Vol. 16.
KLEINENBERG, N. (1886), Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.
KNAPPE, E. (1886), Das BIDDERsche Organ. Morph. Jahrb., Bd. 11.
KÖLLIKER, A. (1874), Ueber die Entwickelung der GRAAFschen Follikel der Säugetiere. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. 8.
KOLESSNIKOW, N. (1878), Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15.
KORSCHELT, E. und HEIDER, K. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, Jena.
KUSCHAKEWITSCH, S. (1906), Abriß der Keimblätterlehre. Memoiren d. Neurussischen Gesellsch. d. Naturforsch., Bd. 29 (russisch).
— (1908) Ueber den Ursprung der Urgeschlechtszellen bei Rana esculenta. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Kl. d. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 38.
LANG, ARN. (1903), Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 31.
LATTER, O. H. (1890), Abnormal reproductive organs in Rana temporaria. Journ. Anat. and Phys., Vol. 24 (N. S. Vol. 4).
LAULANIÉ, J. (1886), Sur les connexions embryogéniques des cordons médullaires de l'ovaire avec les tubes du corps de WOLFF et leur homologie avec les tubes séminifères chez les Mammifères. C. R. Soc. Biol., Ser. 8, T. 3.
LEBRUN, H. (1891), Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. La Cellule, T. 7.
LEE, B. A. (1897), Les cinèses spermatogénétiques. La Cellule, T. 13.
LIVANOW, N. (1906), Acanthobdella peledina GRUBE, 1851. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 22.

LÖWE, FR. (1903), Ueber Neu- und Rückbildung im Ovarium vom Maifisch (Clupea alosa). Arch f. mikr. Anat., Bd. 63.
LOISEL, G. (1900), Étude sur la spermatogénèse chez le moineau domestique. I. La préspermatogénèse. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 36.
— (1902), Idem. II. La spermatogénèse proprement dite. Ebenda, Année 38.
— (1902a), Sur l'origine embryonnaire et l'évolution de la sécrétion interne du testicule. C. R. Soc. Biol., T. 54.
LUDWIG, H. (1874), Die Eibildung im Tierreich. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 1.
MACLEOD, J. (1880), Contribution à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol., T. 1.
MARCUS, H. (1905), Ein Rhachiskern bei Ascariden. Biol. Centralbl., Bd. 25.
MARÉCHAL, J. (1907), Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. 1. Mémoire. La Cellule, T. 24.
MARSHALL, A. M. (1884), On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journ. Anat. and Phys., Vol. 18.
— and BLES, E. J. (1890), The development of the kidneys and fat-bodies in the frog. Stud. Biol. Lab. OWEN's Coll., Vol. 2.
MAUPAS, E. (1900), Modes et formes de réproduction des Nématodes. Arch. de Zool. expér., 3. Ser., T. 8.
MEVES, FR. (1896), Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.
MEYER, ED. (1890), Die Abstammung der Anneliden. Biol. Centralbl., Bd. 10.
— (1901), Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 14.
MIESCHER-RUESCH, F. (1880), Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachses im Süßwasser. Schweizer. Literatursamml. f. d. intern. Fischereiausstell. Berlin.
v. MIHALKOVICS, G. (1885), Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 2.
MINOT, CH. S. (1894), Gegen das Gonotom. Anat. Anz., Bd. 9.
MITROPHANOW, P. (1894), Un cas d'hermaphrodisme chez la grenouille. Bibliogr. Anatom., T. 2.
MONTGOMERY, T. H. (1895), On successive protandric and proterogynic hermaphroditism in animals. Americ. Naturalist, Vol. 29.
MORPURGO, B. (1888), Sul processo fisiologico di neoformazione cellulare durante l'inanizione acuta dell' organismo. Atti R. Accad. dei Lincei, 4. Ser., Vol. 4, 2. Sem.
MÜLLER, F. (1885), Die Zwitterbildung im Tierreiche. Kosmos, Bd. 2 (17).
MÜLLER, J. (1829), Ueben die WOLFFschen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. MECKELs Archiv.
— (1830), Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf.
MUNSON, J. P. (1906), Spermatogenesis of the butterfly, Papilio rutulus. Proc. Boston Soc. N. H., Vol. 33.
NAGEL, W. (1889), Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.
NUSSBAUM, M. (1880), Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18.
— (1906), Ueber den Einfluß der Jahreszeit, des Alters und der Ernährung auf die Form der Hoden und Hodenzellen bei den Batrachiern. Ebenda, Bd. 68.
— (1908), Die Vererbungslehre und ihre anatomischen Grundlagen. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Naturw. u. Heilkunde zu Bonn, Jahrg. 1908.
OGNEW, S. J. (1906), Ein Fall von Hermaphroditismus bei Rana temporaria L. Anat. Anz., Bd. 29.
PELSENEER, P. (1894), Hermaphroditism in Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 37, N. S.
PETER, K. (1904), Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta muralis). Normentaf. z. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere, Heft 4.
PFLÜGER, E. (1881), Einige Beobachtungen zur Frage über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Arch. f. gesamte Phys., Bd. 26.
— (1882), Ueber die geschlechtsbestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Ebenda, Bd. 29.
— (1882a), Hat die Konzentration des Samens einen Einfluß auf das Geschlecht? Ebenda, Bd. 29.
— (1882b), Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Ebenda, Bd. 29.
POPOFF, N. (1909), L'ovule mâle et le tissu interstitiel du testicule chez les animaux et chez l'homme. Arch. de Biol., T. 24.

PRENANT, A. (1889), Contribution à l'histogénèse du tube seminifère. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 4.
— (1892), Sur la signification de la cellule accessoire du testicule. Journ. de l'Anat. et de la Phys., T. 28.
PUNNET, R. C. (1900), Note on a hermaphrodite Frog. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. 6 (Ser. 7).
RATHKE, M. H. (1818), De Salamandrarum corporibus adiposis, ovariis, et oviductibus, eorumque evolutione. Diss. in. Berolini.
— (1820), Entwickelung der Geschlechtsteile bei den Urodelen. Neueste Schr. Naturf. Ges. Danzig, Heft 1.
— (1825), Entwickelung der Geschlechtsteile. Ebenda, Heft 4.
REGAUD, CL. (1899), Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les Mammifères. Bibliogr. Anat., T. 7.
RIDEWOOD, W. G. (1888), On an abnormal genital system in the male of the common Frog. Anat. Anz., Bd. 3.
RUBASCHKIN, W. (1907), Ueber das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vögelembryonen. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. 35.
— (1909), Ueber die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. Ebenda, Bd. 39.
SAINMONT, GR. (1905), Recherches relatives à l'organogénèse du testicule et de l'ovaire chez le chat. Arch. de Biol., T. 22.
SCHIMKEWITSCH, W. (1896), Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61.
SCHMIEGELOW, E. (1882), Studien über die Entwicklung des Hodens und Nebenhodens. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1882.
SCHMITT-MARCELL, W. (1908), Ueber Pseudo-Hermaphroditismus bei Rana temporaria. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
SCHNEIDER, G. (1903), Ueber die Urgeschlechtszellen der Knochenfische. Kor.-Bl. Naturf. Ver. Riga.
SCHÖNFELD, H. (1901), La spermatogénèse chez le taurean. Arch. de Biol., T. 18.
SCHREINER, K. (1902), Ueber die Entwickelung der Amniotenniere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.
SCHULIN, K. (1881), Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19.
SCHULTZ, E. (1904), Ueber Reduktionen. I. Ueber Hungererscheinungen bei Planaria lactea. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18.
SEMON, R. (1887), Die indifferente Anlage der Keimdrüse beim Hühnchen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw., N. F., Bd. 13.
— (1891), Studien über den Bau des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Ebenda, N. F. Bd. 19.
SEMPER, C. (1875), Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 2.
— (1875 a), Bildung und Wachstum der Keimdrüsen bei Plagiostomen. Centralbl. f. med. Wiss., 13. Jahrg.
SERNOFF, D. (1874), Zur Frage über die Entwicklung der Samenröhrchen des Hodens und des MÜLLERschen Ganges. Ebenda, 12. Jahrg.
SKROBANSKY, K. (1903), Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62.
SMITH, W. R. (1890), A case of hermaphroditism in the common frog (Rana temporaria). Journ. Anat. and Phys., Vol. 24.
SPENGEL, J. W. (1876), Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Teil. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 3.
— (1879), Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 1.
STÉPHAN, P. (1901), De l'hermaphrodisme chez les Vertébrés. Ann. Fac. Sc. Marseille, T. 11—12.
— (1902), Sur le développement de la cellule de Sertoli chez les Sélaciens. C. R. Soc. Biol., T. 54.
SWAEN, A. et MASQUELIN, H. (1883), Étude sur la spermatogénèse. Arch. de Biol., T. 4.
SWAMMERDAM, J. (1738), Biblia naturae. Leiden.
THURY, M. (1864, französ. Original 1863). Ueber das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter bei den Pflanzen, den Tieren und dem Menschen. Uebers. v. AL. PAGENSTECHER. Leipzig.
TOYAMA, K. (1894), On the spermatogenesis of the silk worm. Coll. of Agricult., Bull., Vol. 2, Tokio.
— (1894 a), Preliminary note on the Spermatogenesis of Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 17.
USSOFF, S. A. (1906), Vergleichend-embryologische Studien des axialen Skelettes. (Vorl. Mitt.) Anat. Anz., Bd. 29.
VALAORITIS, E. (1879), Ueber die Oogenesis beim Landsalamander (S. maculata). Zool. Anz., Jahrg. 2.

v. LA VALETTE ST. GEORGE, A. (1876), Ueber die Genese der Samenkörper. IV. Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12.
— (1895), Zwitterbildung beim kleinen Wassermolch. Ebenda, Bd. 45.
— (1897), Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Ebenda, Bd. 50.
VEJDOVSKÝ, F. (1907), Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag.
VERSON, E. (1889), La spermatogenesi nel Bombyx mori. Pubblic. R. Staz. Bacologica Sperim. Padova.
— (1894), Zur Spermatogenese bei der Seidenraupe. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58.
WALDEYER, W. (1870), Eierstock und Ei. Leipzig.
— (1887), Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anat. Anz., Bd. 2.
WALLACE, W. (1903), Observations on ovarian ova and follicles in certain Teleostean and Elasmobranch fishes. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 47, N. S.
WELDON, W. F. (1885), On the suprarenal bodies of the Vertebrata. Ebenda, Vol. 25, N. S.
WHEELER, W. M. (1899), The development of the urogenital organs of the Lampry. Zool. Jahrb., Anat. u. Ont., Bd. 13.
WIEDERSHEIM, R. (1882—83), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena.
v. WINIWARTER, H. (1900), Recherche sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. de Biol., T. 17.
— et SAINMONT, G. (1909), Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (chat). Ibid., T. 24.
v. WITTICH (1853), Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 4.
WOODS, F. A. (1902), Origin and migration of the germ-cells in Acanthias. Americ. Journ. Anat., Vol. 1.
YOUNGMANN, W. (1909), A specimen of Rana temporaria with abnormal reproductiv Organs. Anat. Anz., Bd. 35.
YUNG, E. (1883), Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physico-chimiques sur les être vivants. II. Arch. de zool. expér. et gén., Ser. 2, T. 1.
— (1885), De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux. Arch. des sc. phys. et natur., T. 14.
— (1907), Sur un cas d'hermaphrodisme chez la Grenouille. Revue Suisse Zool., T. 15.
ZARNIK, B. (1904), Ueber die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb., Anat. u. Ont., Bd. 21.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren der Tafeln 3—9 sowie 12—13 wurden mittels des ABBEschen Zeichenapparates auf der Höhe des Objektes entworfen (Obj. Apochr. 16, 8, 3 und 2 mm, Achr. a_2; Kompens.-Ok. 2, 4, 6 und 8, alles von ZEISS). Die Photogramme der Tafeln 10 und 11 wurden unter Gebrauch der Objektive Apochr. 16 und Achr. aa, Kompens.-Ok. 2 und 4 aufgenommen.

Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen.

A = Aorta.
A.K = Ausführungskanälchen.
Amp = Hodenampullen.
Ax.Msnch = Axialmesenchym.
Blg = Blutgefäß.
Bl.Ins = Blutgefäßinselchen.
Clm = Cölom.
E.L = Eosinophile Leukocyten.
Epg = Epigonaler Abschnitt der Genitalleiste.
G = Genitalanlage.
G.D.L = Genitale Dotterleiste.
G.End = Endothel des sekundären Genitalraums.
Gnc = Gonocyten.
G.Str = Genitalstrang.

I.Hn	= Intratestikulares Hodennetz.
Kepth	= Keimepithel.
Kz, Kz'	= Keimzellen.
Msnt	= Mesenterium.
N.Bl	= Nephrogenes Gewebe (Blastem).
Nz, Nz'	= Nährzellen.
Oct	= Ovocyten.
Pgh	= Primärer Genitalraum (Genitalhöhle).
Pgn	= Paragonien.
Prg	= Progonaler Abschnitt der Genitalleiste.
Sgh	= Sekundärer Genitalraum (Genitalhöhle).
Spg	= Spermatogonien.
S.Pl	= Seitenplatte.
U	= Urkeimzellen.
V	= Venengefäß.
Vc	= Vena cardinalis.
Vcp	= Vena cava posterior.
W	= WOLFFscher Gang.
W.K	= WOLFFscher Körper.

Tafel 3 (Fig. 1—9).

Fixierung: Sublimat-Form.-Eisessig. Färbung: Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Pikrinsäure. Vergr. Ok. 4, Obj. 2 (bei der Reproduktion sind die Abbildungen auf $^2/_3$ der ursprünglichen Größe verkleinert worden).

Auf allen Figuren der Tafeln sind axiale Teile von Querschnitten durch die Genitalregion dargestellt.

Normalreihe I:

Fig. 1. Kaulquappe 7/4 mm lang, 10 Tage alt.
Fig. 2. Dasselbe Individuum, einige Schnitte weiter vorne.
Fig. 3. Dasselbe Individuum, noch weiter vorne.
Fig. 4. Kaulquappe 6,5/3,8 mm lang, 12 Tage alt.
Fig. 5. Kaulquappe 7/3,6 mm lang, 12 Tage alt. *a* Paragonie.
Fig. 6. Kaulquappe 8,5/4,2 mm lang, 17 Tage alt.

Spätbefruchtungsreihe:

Fig. 7. Kaulquappe 6/3,5 mm lang, 14 Tage alt.
Fig. 8. Kaulquappe 7,5/4 mm lang, 13 Tage alt.
Fig. 9. Kaulquappe 8/4 mm lang, 17 Tage alt.

Tafel 4 (Fig. 10—23).

Fixierung: Fig. 10—12 mit Sublimat-Form.-Eisessig; Fig. 13—23 nach ZENKER. Färbung: Fig. 12 mit Eisenhämatoxylin, alle übrigen mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Pikrinsäure. Vergr. Fig. 10—12 Ok. 4, Obj. 2 (bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert); Fig. 14 Ok. 4, Obj. 2; Fig. 13 und 22 Ok. 8, Obj. 2; Fig. 15—21 und 23 Ok. 4, Obj. 3.

Fig. 10. Kaulquappe 10/5,5 mm lang, 24 Tage alt, aus der Spätbefruchtungsreihe; axialer Teil eines Querschnittes durch die Geschlechtsregion.

Fig. 11. Querschnitt durch die Genitalleiste einer 9,5/4,4 mm langen, 19 Tage alten Larve aus der Normalreihe I.

Fig. 12. Querschnitt durch die Genitalleiste einer 11/5,8 mm langen, 24 Tage alten Larve aus der Spätbefruchtungsreihe.

Fig. 13—23 beziehen sich auf Tiere aus der Normalreihe I.

Fig. 13. Stark vergrößerter Querschnitt durch die Genitalanlage einer 8,5/4,2 mm langen, 17 Tage alten Larve (vergl. Fig. 6). *a, b, c* drei Stadien der Gonocytenneubildung.

Fig. 14. Axialer Teil eines Querschnittes durch den hinteren Abschnitt der Keimregion desselben Individuums. *a* eine Peritonealzelle, welche zu einem Gonocyten wird.

Fig. 15. Indifferente Keimanlage einer 11/5,3 mm langen, 32 Tage alten Larve (Querschnitt). Auftreten eines Genitalstranges.

Fig. 16. Hodenanlage einer 23/11 [2/2] mm langen, 47 Tage alten Larve (Querschnitt). Beträchtliche Reste des primären Genitalraumes.

Fig. 17. Hodenanlage einer 12½/6 mm langen, 35 Tage alten Larve (Querschnitt). Der Schnitt hat die Peripherie des Genitalstranges getroffen, welcher in Umwandlung in Keimgewebe begriffen ist.

Fig. 18. Hodenanlage einer 27/13 [3/2] mm langen, 57 Tage alten Larve (Querschnitt). Anfang der Zerteilung des Keimgewebes.

Fig. 19. Ovarialanlage einer 13/7 mm langen, 31 Tage alten Larve (Querschnitt). Der primäre Genitalraum und der steril bleibende Genitalstrang sind deutlich zu sehen.

Fig. 20. Hodenanlage einer 16/8 mm langen, 39 Tage alten Larve (Querschnitt). Am Hilus proximaler Teil eines Genitalstranges.

Fig. 21. Indifferente Genitalanlage einer 11/5,3 mm langen, 32 Tage alten Larve (Querschnitt). Prozeß der Gonocytenabstoßung.

Fig. 22. Teil eines Querschnitts durch die Hodenanlage einer 12½ mm langen, 35 Tage alten Larve, auf welchem der Genitalstrang peripher getroffen ist. *a, b, c* Umwandlung der indifferenten kleinen Zellen des Genitalstranges in Spermatogonien.

Fig. 23. Hodenanlage einer 39/18 [15/2] mm langen, 69 Tage alten Kaulquappe. Bildung der Ampullenanlagen.

Tafel 5 (Fig. 24—39).

Fixierung: Fig. 31 und 32 nach HERMANN, alle übrigen nach ZENKER. Färbung: Fig. 24 und 25 mit Eisenhämatoxylin, Fig. 26—29, 36, 37 und 39 mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Pikrinsäure; Fig. 31 und 32 mit Magenta, Pikroindigokarmin; Fig. 30, 33—35, 38 mit Hämatoxylin-Eosin. Vergr. Fig. 24—25 Ok. 8, Obj. 2; Fig. 26—39 Ok. 4, Obj. 3.

Die Fig. 24—33 und 36—39 beziehen sich auf die Normalreihe I, die Fig. 34 und 35 auf die Normalreihe IIa.

Fig. 24. Hodenampulle einer 39/18 [15/2] mm langen, 69 Tage alten Larve. Bildung eines Hohlraumes. *a* Degenerierende Spermatogonie.

Fig. 25. Hodenampulle eines ausmetamorphosierten Tieres. Der Hohlraum ist verschwunden.

Fig. 26, 28 und 29. Drei Querschnitte durch den vorderen resp. mittleren und hinteren Teil eines Ligamentum triangulare (Tier 19/18 [47/2] mm lang, 93 Tage alt, am Ende der Metamorphose).

Fig. 27. Progonaler Abschnitt einer 12/5,5 mm langen, 27 Tage alten Larve (Querschnitt). Es ist eine Gonocyte zu sehen.

Fig. 30. Hilusteil eines Querschnittes durch den Hoden eines 26/26 [67/2] mm langen, etwa 2 Jahre alten Tieres. Ausführungskanälchen mit Lumen.

Fig. 31—32. Teile von zwei Querschnitten durch die Ovarialanlage einer 16/8 mm langen, 44 Tage alten Larve. Abstoßung von Keimzellen.

Fig. 33. Teil eines Querschnittes durch den Hoden desselben Tieres, wie auf der Fig. 30. Anlagen des intratestikularen Hodennetzes sind zwischen den Ampullen zu sehen.

Fig. 34—35. Zwei Querschnitte (außer dem Bereiche resp. im Bereiche eines Genitalstranges) durch die Hodenanlagen einer 16/9 mm langen, 40 Tage alten Larve. Fig. 34. Beträchtlicher primärer Genitalraum. Fig. 35. Verschmelzung des Keimgewebes des Genitalstranges mit demjenigen des Keimepithels.

Fig. 36—37. Zwei Querschnitte durch den hinteren resp. vorderen Teil der Fettkörperanlage einer 11/5,3 mm langen, 32 Tage alten Larve. Fig. 36. Ein Genitalstrang deutlich zu sehen.

Fig. 38. Hilusteil eines Querschnittes durch den Hoden eines soeben ausmetamorphosierten Tieres. Anlage eines Ausführungskanälchens.

Fig. 39. Epigonaler Abschnitt einer 11/5,3 mm langen, 32 Tage alten Larve (Querschnitt).

Tafel 6 (Fig. 40—52).

Fixierung nach ZENKER. Färbung: Fig. 44 Hämatoxylin-Eosin, alle übrigen mit Eisenhämatoxylin. Vergr. sämtlicher Figuren: Ok. 4, Obj. 3.

Fig. 40. Teil eines Längsschnittes durch die Hodenanlage einer 16/8 mm langen, 39 Tage alten Kaulquappe aus der Normalreihe I. Die in Keimgewebe umgewandelten Genitalstränge und Abteilungen des primären Genitalraumes deutlich zu sehen.

Fig. 41. Desgleichen durch die Ovarialanlage einer 16/8 mm langen, 35 Tage alten Larve aus der Normalreihe II a. Anfang der Bildung der sekundären Genitalräume. Die Genitalstränge bleiben steril.

Fig. 42. Desgleichen durch die Hodenanlage einer 14/7 mm langen, 37 Tage alten Larve aus der Normalreihe II a. Bildung der Spermatogonien in den Genitalsträngen.

Fig. 43. Indifferente Keimanlage einer 12/6 mm langen, 36 Tage alten Larve aus der Normalreihe II a (Querschnitt). Einwachsen eines Genitalstranges in den primären Genitalraum. Ein Blutgefäß in dem letzteren.

Fig. 44. Hodenanlage einer 30/16 [3/2] mm langen, 49 Tage alten Larve (Querschnitt) aus der Normalreihe II a.

Fig. 45—48 beziehen sich auf die Spätbefruchtungsreihe.

Fig. 45. Hodenanlage einer 16/8 mm langen, 40 Tage alten Larve (Querschnitt). Im Genitalstrang eine degenerierende Spermatogonie.

Fig. 46. Hodenanlage einer 18/9 mm langen, 40 Tage alten Larve (Querschnitt). An der Peripherie eines Genitalstranges ist eine Gonocytengruppe getroffen worden.

Fig. 47–48. Zwei Querschnitte durch die Hodenanlage einer 13/7 mm langen, 28 Tage alten Kaulquappe. Einwachsen der Genitalstränge.

Fig. 49—51 beziehen sich auf die Normalreihe IIb und illustrieren die Umbildung einer weiblichen Keimanlage in eine männliche. Längsschnitte.

Fig. 50. Larve 27/13 [3/2] mm lang, 38 Tage alt. Wucherung der Wand des sekundären Genitalraumes.

Fig. 49. Larve 36/18 [7/2] mm lang, 43 Tage alt. Weiteres Stadium des Prozesses. Auftreten der Spermatogonien in der gewucherten Wand der Genitalblase.

Fig. 51. Larve 33/17 [5/2] mm lang, 47 Tage alt. Letztes Stadium desselben Prozesses: die Wand der Genitalblase besteht aus männlichem Keimgewebe. Bei *a* Ovocyte im Keimepithel.

Fig. 52. Hodenanlage einer 31/14 [4/2] mm langen, 48 Tage alten Kaulquappe aus der Spätbefruchtungsreihe (Querschnitt durch den hinteren Teil). Junger Genitalstrang.

Tafel 7 (Fig. 53—62).

Fixierung: Fig. 53—55, 57, 59, 61 und 62 nach ZENKER; Fig. 56, 58, 60 nach HERMANN. Färbung: Fig. 57, 59, 61, 62 mit Hämatoxylin-Eosin, die übrigen mit Eisenhämatoxylin. Vergr. Fig. 55—60 Ok. 8, Obj. 2; die übrigen Ok. 4, Obj. 3. Alle Figuren beziehen sich auf Tiere aus der Spätbefruchtungsreihe.

Fig. 53. Hodenanlage einer 31/14 [4/2] mm langen, 48 Tage alten Kaulquappe (Querschnitt). Ein Genitalstrang mit dem sekundären Genitalraum ist zu erblicken.

Fig. 54. Hodenanlage eines 47/18 [45/2] mm langen Fröschchens, 5 Tage nach dem Durchbruch der vorderen Extremitäten (Querschnitt). Bildung der Hodenampullen, Auftreten der Nährzellen in denselben.

Fig. 55—60. Evolution der Nährzellen.

Fig. 61. Hoden eines ausmetamorphosierten 18/18 [45/2] mm langen Fröschchens (Querschnitt). Bildung der Spermatogonien in den Ampullen.

Fig. 62. Hoden eines 18/18 [45/2] mm langen Fröschchens, 60 Tage nach der Metamorphose (Querschnitt).

Tafel 8 (Fig. 63—71).

Fixierung: Fig. 63—66 nach CARNOY; Fig. 67—71 nach ZENKer. Färbung: Fig. 63—67 mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Pikrinsäure; Fig. 68—71 mit Hämatoxylin-Eosin. Vergr. für sämtliche Figuren Ok. 4, Obj. 3. Intermediäre Formen, Querschnitte durch die Keimanlagen.

Fig. 63. 12/6 mm lange, 28 Tage alte Kaulquappe.

Fig. 64. Gonocytenabstoßung bei einer 11/5 mm langen, 25 Tage alten Larve.

Fig. 65. Larve 20/9 mm lang, 33 Tage alt.

Fig. 66. Larve 23/11 [2/2] mm lang, 48 Tage alt.

Fig. 67. Larve 26/13 [3/2] mm lang, 75 Tage alt. Sekundärer Genitalraum und Keimzellnester (Ovogemmen) ausgebildet.

Fig. 68. Larve 32/15 [7/2] mm lang, 114 Tage alt.

Fig. 69. Larve 37/18 [25/2] mm lang, in Metamorphose begriffen. Höhepunkt der Entwicklung der intermediären Anlage. Große, aus dem Ovogemmenverband ausgetretene Ovocyten verengern den sekundären Genitalraum, welcher mit einem dünnen Endothel ausgekleidet ist.

Die Fig. 70 und 71 dieser Tafel, sowie die Fig. 72 der nächsten illustrieren die Umwandlung der intermediären Keimdrüse in den Hoden in der intermediären Spätbefruchtungsreihe. Tiere bald nach der Metamorphose.

Fig. 70. Beginn der Wucherung der Genitalblasenwand und der Verkümmerung des Keimepithels. Erweiterung des primären Genitalraumes.

Fig. 71. Die stark gewucherten Blasenwände haben einer Masse von embryonalem Gewebe den Ursprung gegeben, welches anfängt, in einzelne Inselchen zu zerfallen. Das Keimepithel ist bis auf unbedeutende Reste reduziert.

Tafel 9 (Fig. 72—81).

Fixierung: Fig. 72, 77—81 nach ZENKER; Fig. 73—76 mit Sublimat-Eisessig. Färbung: Fig. 72—76 mit Hämatoxylin-Eosin; Fig. 77—80 mit Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Pikrinsäure; Fig. 81 mit Eisenhämatoxylin. Vergr. für sämtliche Figuren Ok. 4, Obj. 3.

Fig. 72. (Siehe die vorhergehende Tafel, Fig. 70 und 71.) Bildung der Hodenampullen und Auftreten der ersten Spermatogonien in derselben. Eine Ovocyte ist im Bindegewebsstroma zu sehen (Querschnitt).

Fig. 73 und 74 beziehen sich auf die intermediäre normale Entwicklungsreihe a. Tiere bald nach der Metamorphose.

Fig. 73. Verdrängen des weiblichen Keimgewebes durch eingewandertes Embryonalgewebe. Herabgesetzte Färbbarkeit der Ovocyten und Paragonien des ersteren (Querschnitt).

Fig. 74. Bildung der Ampullen; im Zentrum der Anlage eine beträchtliche Masse von undifferenziertem Embryonalgewebe (Querschnitt).

Die Figuren 75—76 beziehen sich auf die intermediäre Normalreihe b. Tiere soeben ausmetamorphosiert.

Fig. 75. Das Keimepithel (weibliches Keimgewebe) wird längs der auf dem Pauspapier angegebenen Kontur abgetragen (Querschnitt).

Fig. 76. Querschnitt durch einen kammartigen Hoden, der wahrscheinlich durch die Wucherung und die sonst übliche Differenzierung des zentralen Teiles der Fig. 75 (innerhalb der angegebenen Kultur) gebildet wurde.

Fig. 77—81 beziehen sich auf Tiere aus der Normalreihe I.

Fig. 77. Epigonaler Abschnitt einer 12/6 mm langen, 27 Tage alten Kaulquappe (Querschnitt).

Fig. 78. Desgleichen bei einer 14/7 mm langen, 37 Tage alten Kaulquappe.

Fig. 79 und 80. Desgleichen bei einer 39/18 [15/2] mm langen, 69 Tage alten Kaulquappe. Auf der zweiten Figur ist ein Genitalstrang zu sehen.

Fig. 81. Rechte Fettkörperanlage einer 22/11 mm langen, 47 Tage alten Kaulquappe (Längsschnitt).

Tafel 10 (Fig. 82—95).

Mikrophotogramme. Fixierung nach ZENKER, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Längsschnitte.

Fig. 82—91 Normalreihe I.

Fig. 82—85. Hodenanlagen.

Fig. 82. Larve 19/9 mm lang, 43 Tage alt. Im kompakten Organ unbedeutende Reste des primären Genitalraumes. Ok. 4, Obj. 16, Kamera-Auszug 35 cm.

Fig. 83. Larve 23/11 [2/2] mm lang, 47 Tage alt. Reste des primären Genitalraumes. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 84. Kaulquappe 39/18 [15/2] mm lang, 69 Tage alt. Die drei Abschnitte der Anlage (progonaler, gonaler und epigonaler sind sehr gut zu sehen. Bildung der Ampullen und Auftreten der Hohlräume in denselben (besonders gut am linken Rand zu sehen). Typische spindelförmige Gestalt der Hodenanlage. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 85. Fröschchen bald nach der Metamorphose. Ausbildung der Ausführungskanälchen (eines von ihnen zieht durch den Fettkörper). Der gonale Abschnitt ist kürzer und viel höher geworden, der epigonale hat die typische Form eines Ligamentum triangulare angenommen. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 86—91: Ovarialanlagen.

Fig. 86. Larve 19/9 mm lang, 44 Tage alt (Spuren von Hinterbeinen). Einwachsen der Genitalstränge in den großen, von einem Keimepithel umgrenzten primären Genitalraum, Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 87. Larve 23/11 [2/2] mm lang, 44 Tage alt. 6 Genitalstränge mit den sekundären Genitalräumen. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 88. Larve 27/13 [3/2] mm lang, 52 Tage alt. Weitere Entwicklung der sekundären Genitalräume und des Keimepithels unter Verdrängung des primären Genitalraumes. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 89. Larve 34/16 [7/2] mm lang, 66 Tage alt. Wachstum der Ovocyten. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 90. Larve 40/18 [17/2] mm lang, 70 Tage alt, Beginn der Einengerung der sekundären Genitalräume durch die weiter anwachsenden Ovocyten. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 91. Fröschchen nach beendeter Metamorphose. Die sekundären Genitalräume spaltförmig geworden. Ok. 2, Obj. aa, Kam.-Ausz. 49 cm.

Fig. 92—94. Normalreihe IIa.

Fig. 92. Indifferente Genitalanlage einer 12/6 mm langen, 36 Tage alten Larve. Die Genitalstränge erscheinen gut individualisiert. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 93. Hodenanlage einer 16/9 mm langen, 40 Tage alten Kaulquappe. Der weite primäre Genitalraum und angeschnittene Genitalstränge sind deutlich zu sehen. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 94. Hodenanlage einer 23/12 [3/2] mm langen, 43 Tage alten Larve. Der primäre Genitalraum immer noch beträchtlich, die Genitalstränge im gonalen sowie epigonalen Abschnitt deutlich zu unterscheiden. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 95. Normalreihe IIb. Larve 36/18 [7/2] mm lang, 43 Tage alt. Der Längsschnitt hat die Keimanlage nur im Bereiche der 4 hinteren Genitalstränge getroffen. Beginn der Umbildung dieser weiblichen Keimanlage in eine männliche: Wucherung der Wände der sekundären Genitalräume. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Tafel 11 (Fig. 96—102).

Mikrophotogramme. Fixierung nach CARNOY (Fig. 99) und ZENKER (alle übrigen Figuren), Färbung mit Eisenhämatoxylin, Längsschnitte.

Fig. 96—98. Spätbefruchtungsreihe, Hodenanlagen.

Fig. 96. Larve 21/10 mm lang, 36 Tage alt, Spuren von Hinterbeinanlagen. Zwei starke Genitalstränge. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 97. Larve 24/11 [1/2] mm lang, 48 Tage alt. Weiter primärer Genitalraum mit 6 Genitalsträngen. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 98. Larve 26/12 [4/2] mm lang, 44 Tage alt. Zwei starke Genitalstränge. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 99—103. Intermediäre Reihe.

Fig. 99. Kaulquappe 16/8 mm lang, 32 Tage alt. Genitalstränge noch solid. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 100. Kaulquappe 27/13 [3/2] mm lang, 49 Tage alt. Ausbildung der sekundären Genitalräume. Ok. 4, Obj. 16, Kam.-Ausz. 35 cm.

Fig. 101. Kaulquappe 32/15 [7/2] mm lang, 114 Tage alt. Die sekundären Genitalräume weiter entwickelt, der primäre fast ganz verdrängt. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 102. Kaulquappe 39/19 [14/2] mm lang, 107 Tage alt. Starkes Anwachsen einzelner Ovocyten. Ok. 4, Obj. aa, Kam.-Ausz. 61 cm.

Fig. 103. Typisches Bild einer intermediären Keimdrüse auf der Höhe ihrer Entwicklung (schon bald nach der Metamorphose). Die sekundären Genitalräume sind stark eingeengt, ein Teil der Ovocyten bedeutend angewachsen. An der Peripherie eine beträchtliche Schicht von jüngerem weiblichen Keimgewebe. Ok. 2, Obj. aa, Kam.-Ausz. 49 cm.

Tafel 12 (Fig. 104—129).

Totalansicht der Keimanlagen nach ungefärbten Alkoholpräparaten in auffallendem Licht gezeichnet. Vergr. 1 : 21.

Fig. 104—114. Normalreihe I.

Fig. 104—108. Ovarialanlagen.

Fig. 104. Larve 13/7 mm lang, 31 Tage alt.

Fig. 105. Larve 19/9 mm lang, 44 Tage alt.

Fig. 106. Larve 27/13 [3/2] mm lang, 52 Tage alt.

Fig. 107. Larve 40/18 [17/2] mm lang, 70 Tage alt.

Fig. 108. Fröschchen bald nach der Metamorphose.

Fig. 109—114. Hodenanlagen.

Fig. 109. Larve $12^1/_2/6$ mm lang, 35 Tage alt.

Fig. 110. Larve 19/9 mm lang, 43 Tage alt.

Fig. 111. Larve 27/13 [3/2] mm lang, 57 Tage alt.

Fig. 112. Larve 39/18 [15/2] mm lang, 69 Tage alt.

Fig. 113. Larve 38/18 [30/2] mm lang, in der Metamorphose begriffen. Die von hinten nach vorne schreitende Verkürzung der Anlage hat begonnen.

Fig. 114. Fröschchen bald nach der Metamorphose.

Fig. 115—117, 119—120: Normalreihe IIa; Fig. 118: Normalreihe IIb.

Fig. 115. Indifferente Keimanlage. Larve 12/6 mm lang, 36 Tage alt.

Fig. 116—117. Ovarialanlagen.

Fig. 116. Larve 16/8 mm lang, 38 Tage alt.

Fig. 117. Larve 30/15 [3/2] mm lang, 52 Tage alt.

Fig. 118. Ovarialanlage, in Umwandlung in einen Hoden begriffen (siehe Fig. 49 und 95). Larve 36/18 [7/2] mm lang, 43 Tage alt.

Fig. 119—120. Hodenanlagen.

Fig. 119. Larve 16/9 mm lang, 40 Tage alt.

Fig. 120. Larve 30/16 [3/2] mm lang, 49 Tage alt.

Fig. 121—129. Spätbefruchtungsreihe, Hodenanlagen.

Fig. 121. Larve 12/6 mm lang, 27 Tage alt.

Fig. 122. Larve 17/9 mm lang, 45 Tage alt.

Fig. 123. Larve 24/11 [1/2] mm lang, 48 Tage alt. Vergl. Fig. 97.

Fig. 124. Larve 31/14 [4/2] mm lang, 48 Tage alt.

Fig. 125. Larve 35/17 [7/2] mm lang, 62 Tage alt.

Fig. 126. Larve 42/18 [28/2] mm lang, 79 Tage alt.

Fig. 127. Larve 38/17 [15/2] mm lang, 70 Tage alt.

Fig. 128. Fröschchen 16/16 [46/2] mm lang, 5½ Monate nach der Metamorphose.

Fig. 129. Fröschchen 20/20 [51/2] mm lang, 8½ Monate nach der Metamorphose.

Tafel 13 (Fig. 130—141).

Totalansicht der Keimdrüsen nach ungefärbten Alkoholpräparaten in auffallendem Licht gezeichnet. Vergr. 1:21.

Fig. 130—135. Entwicklung der intermediären Keimdrüse.

Fig. 130. Larve 14/7 mm lang, 29 Tage alt.

Fig. 131. Larve 20/9 mm lang, 33 Tage alt.

Fig. 132. Larve 26/13 [3/2] mm lang, 75 Tage alt.

Fig. 133. Larve 32/15 [7/2] mm lang, 114 Tage alt.

Fig. 134. Larve 39/19 [14/2] mm lang, 107 Tage alt.

Fig. 135. Fröschchen 26/26 [69/2] mm lang, etwa 2 Jahre nach der Metamorphose.

Fig. 137. Uebergangsstadium von einer intermediären Drüse zu einem Ovar.

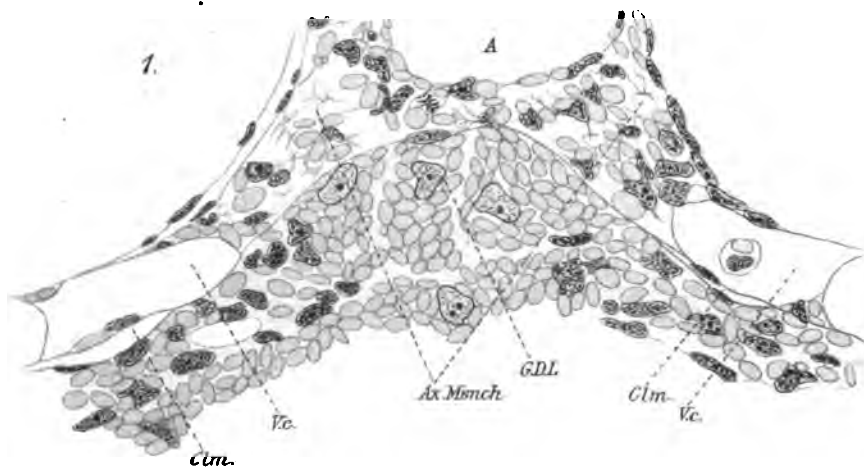
Fig. 136, 138 und 140. Intermediäre Spätbefruchtungsreihe. Verschiedene Formen von Hoden, welche durch Umbildung der intermediären Keimanlagen entstanden sind.

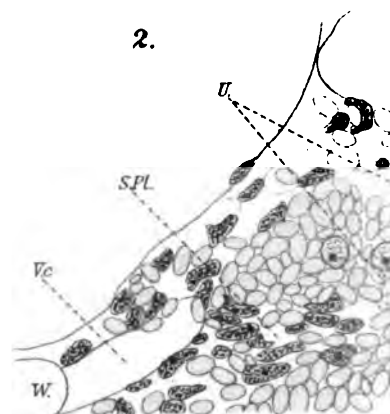
Fig. 139. Intermediäre Normalreihe b. Kammartige Form des Hodens.

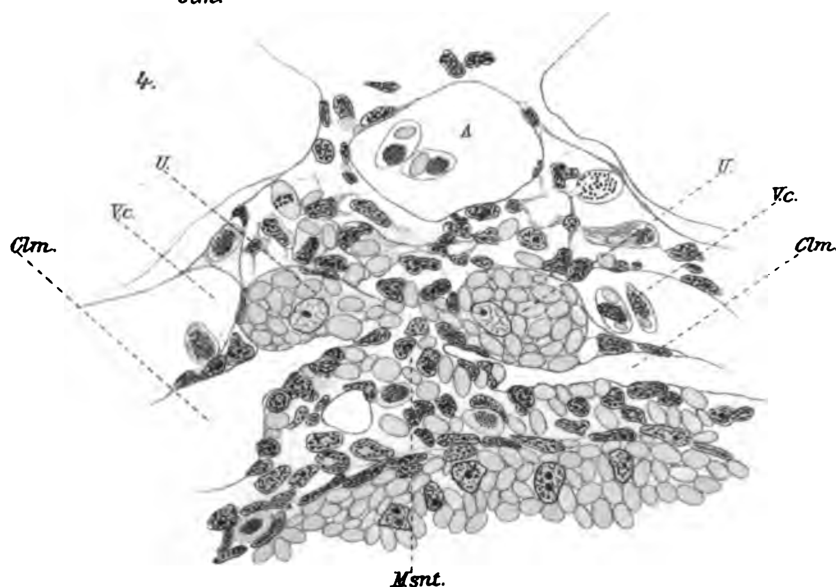
Fig. 141. Spätbefruchtungsreihe (Kultur No. 2). Bilateraler Hermaphrodit: Ovar auf der rechten, Hoden auf der linken Seite (auf der Abbildung umgekehrt).

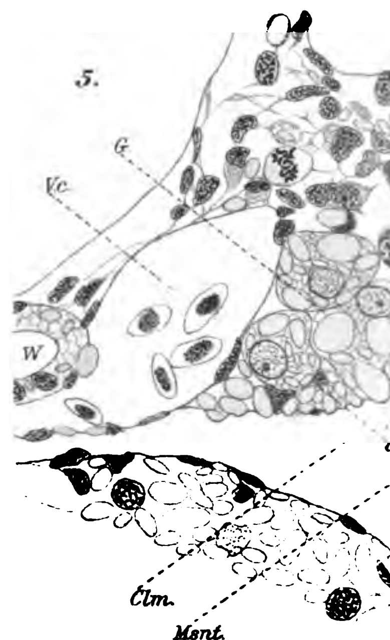
Inhalt.

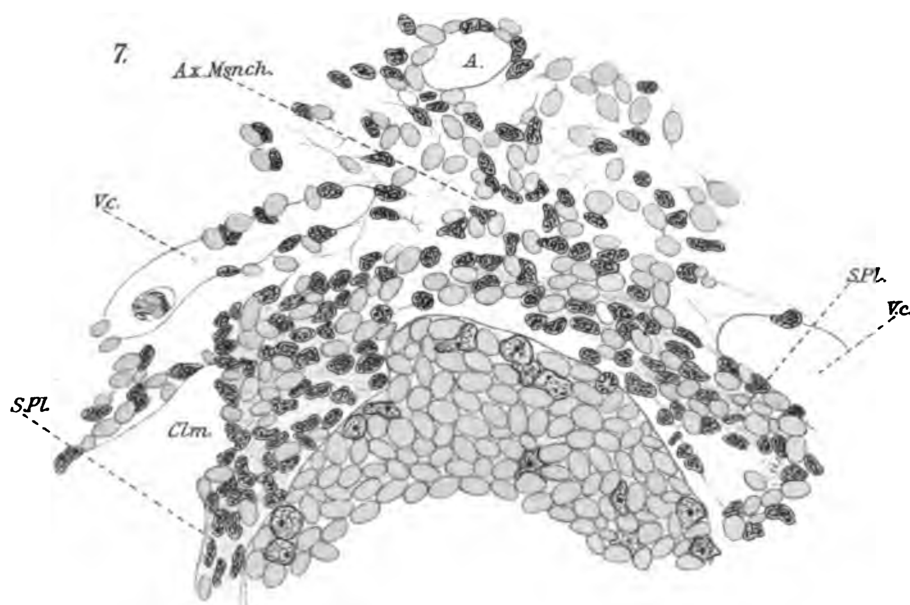
	Seite
I. Einleitung	63
II. Geschlechtsbestimmende Faktoren bei den Batrachiern	66
A. Historische Uebersicht	66
B. Eigene Untersuchungen	70
III. Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen	73
A. Historische Uebersicht	73
B. Terminologie	89
C. Eigene Untersuchungen	91
a) Material, Untersuchungsmethoden, Bezeichnungen	91
b) Entwicklung der inneren Struktur	94
c) Entwicklung der äußeren Form, Größenverhältnisse	153
IV. Allgemeiner Teil	159
A. Bildung der unpaaren Genitalanlage	159
B. Entstehung der Genitalstränge	160
C. Differenzierung des Geschlechtes	166
D. Die Spätbefruchtung als geschlechtsbestimmender Faktor	175
E. Primärer und sekundärer Genitalraum	179
F. Die Keimzellnester	181
G. Die Nährzellen der Hodenanlage	183
H. Die morphologische Bedeutung der sterilen Abschnitte der Keimanlage	188
I. Der sogenannte „Hermaphroditismus" bei den Amphibien	189
J. Ursprung der Keimzellen	195
K. Die Abstoßung der Gonocyten	201
L. Schlußbemerkungen	202
Anhang 1. Protokollauszüge	203
Anhang 2. Tabellen	206
Literaturverzeichnis	210
Erklärung der Abbildungen	215

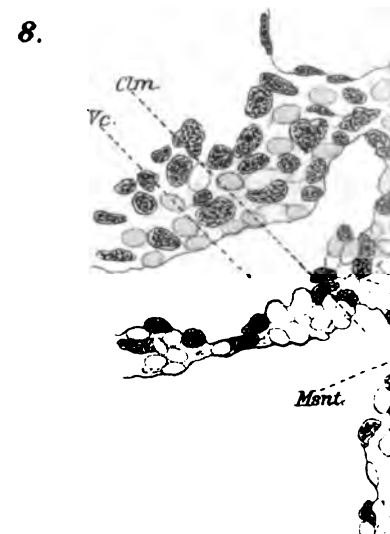






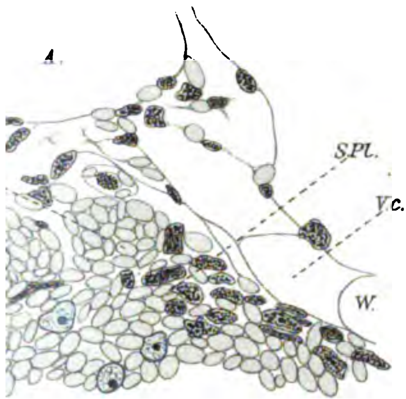




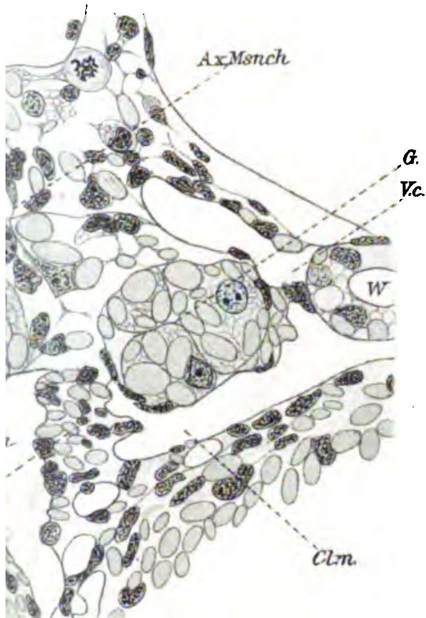


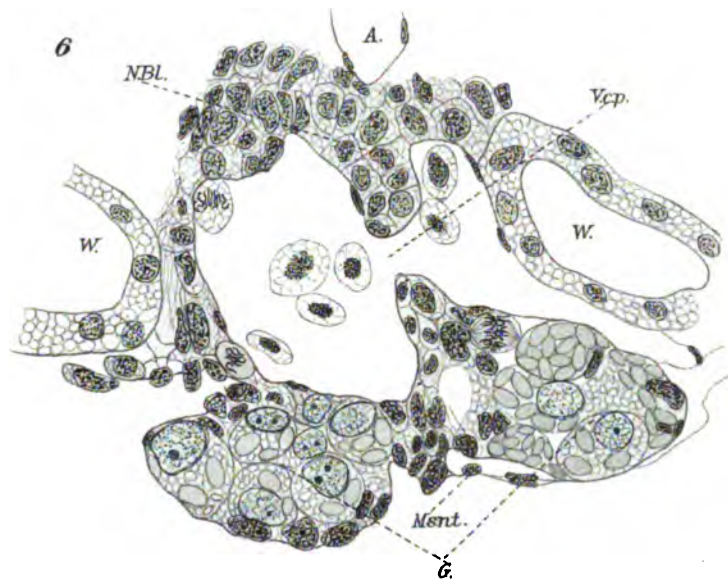
S. Kuschakewitsch del

Verlag von Gusta

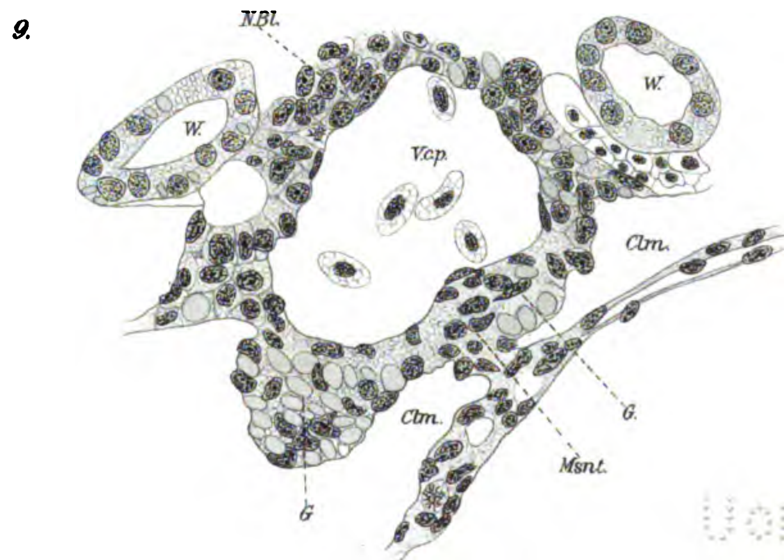






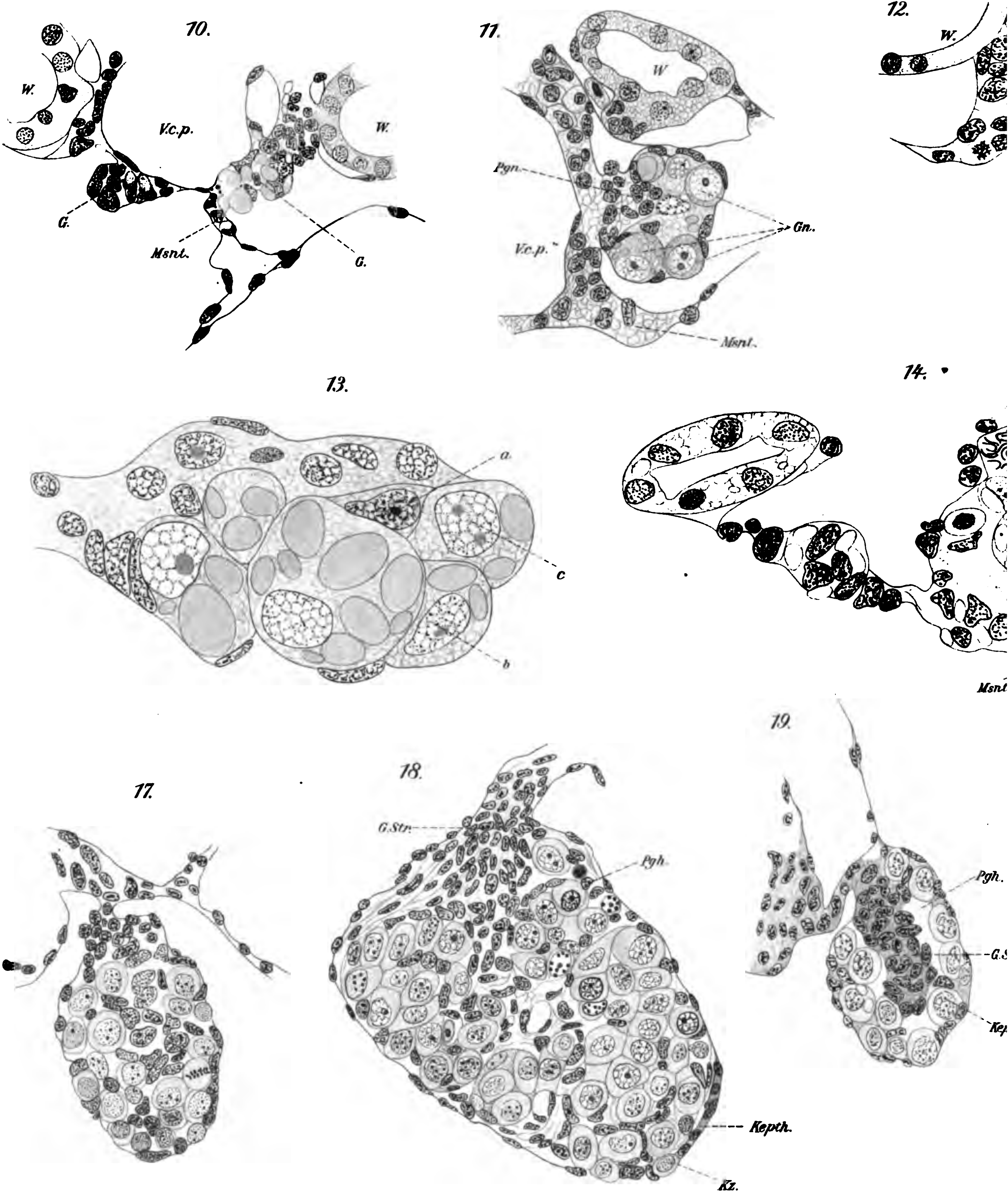




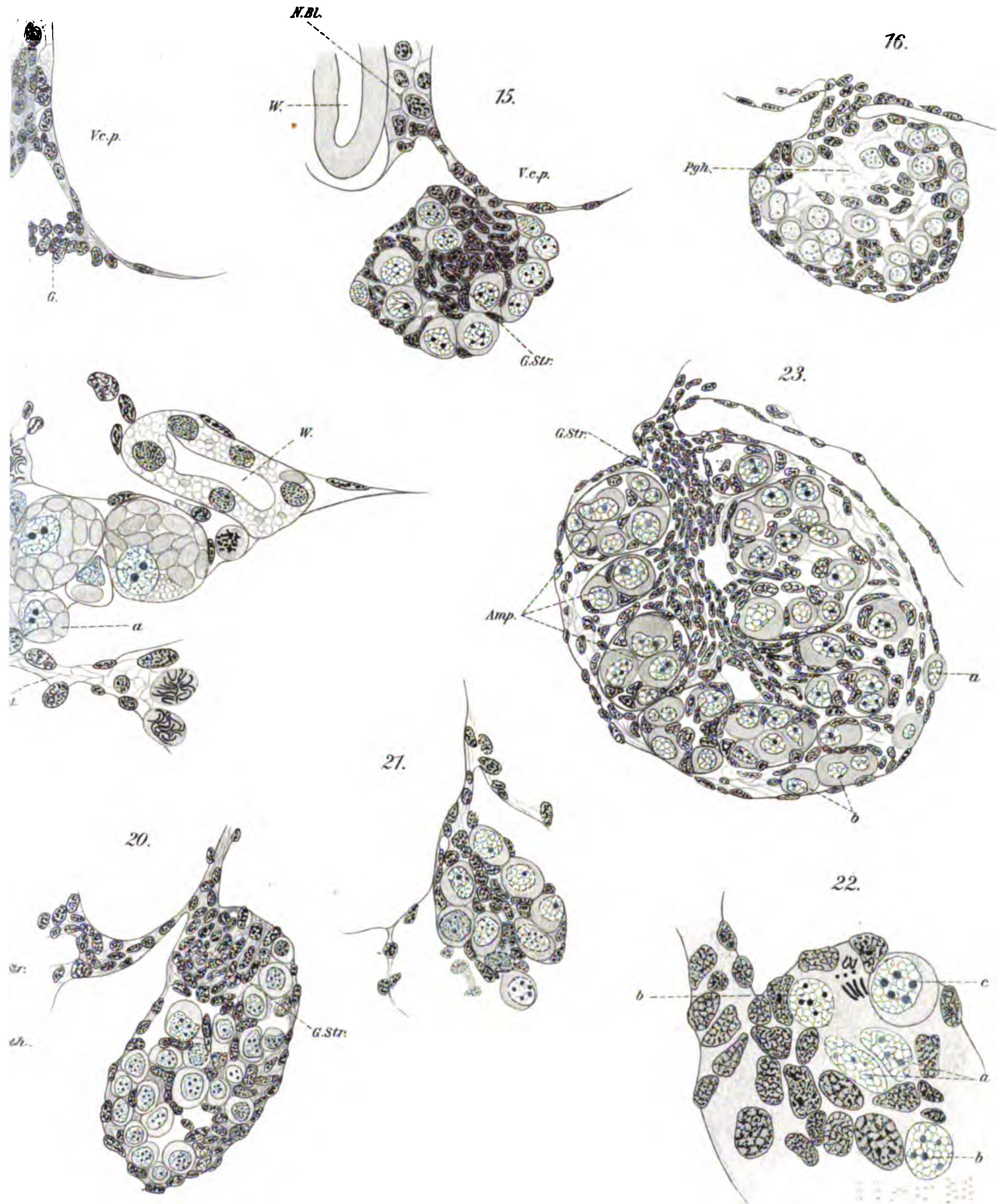


tav Fischer in Jena

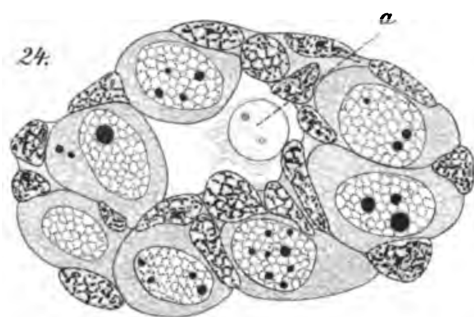
Lith.Anst. v.E.A.Funke, Leipzig.

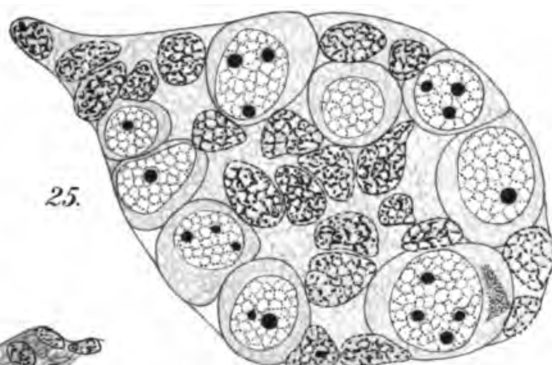


10.
W.
V.c.p.
W.
G.
Msnt.
G.
11.
W
Pgn.
Gn.
V.c.p.
Msnt.
12.
W.
13.
a
c
b
14.
Msnt
17.
18.
G.Str.
Pgh.
Kepth.
Kz.
19.
Pgh.

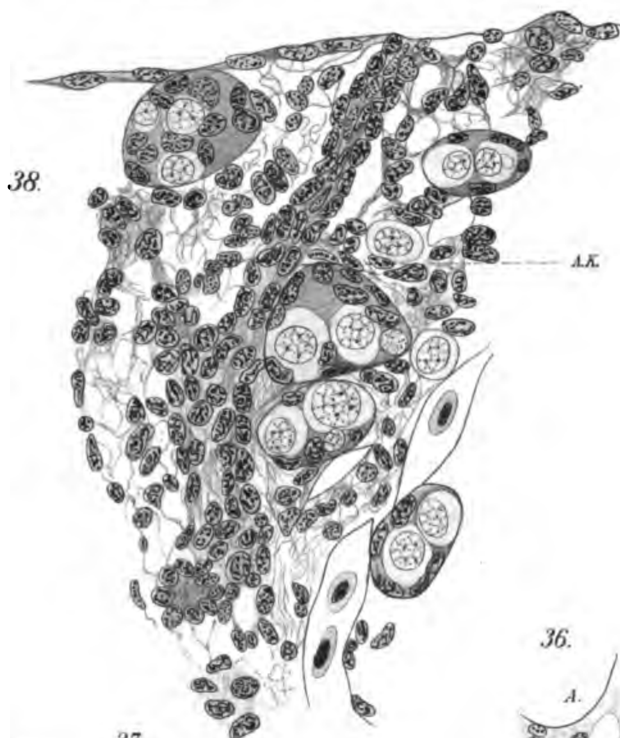


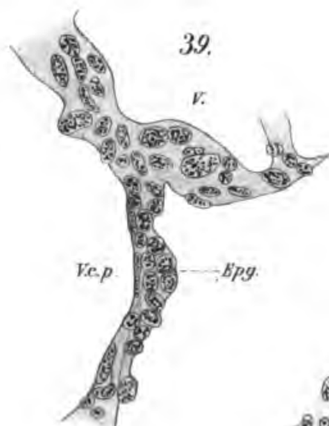
Fischer in Jena



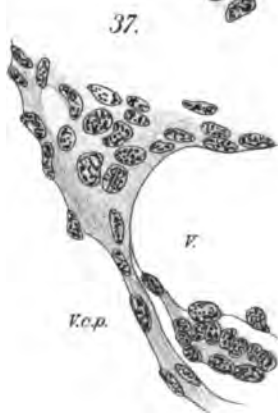


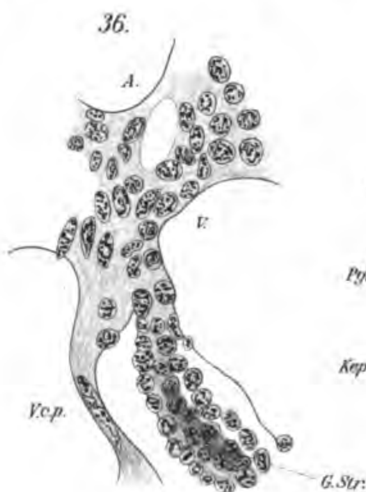


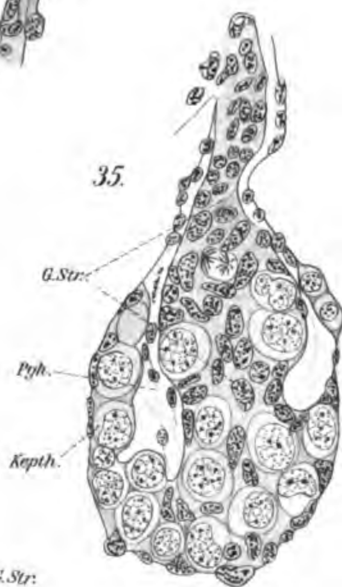




34.



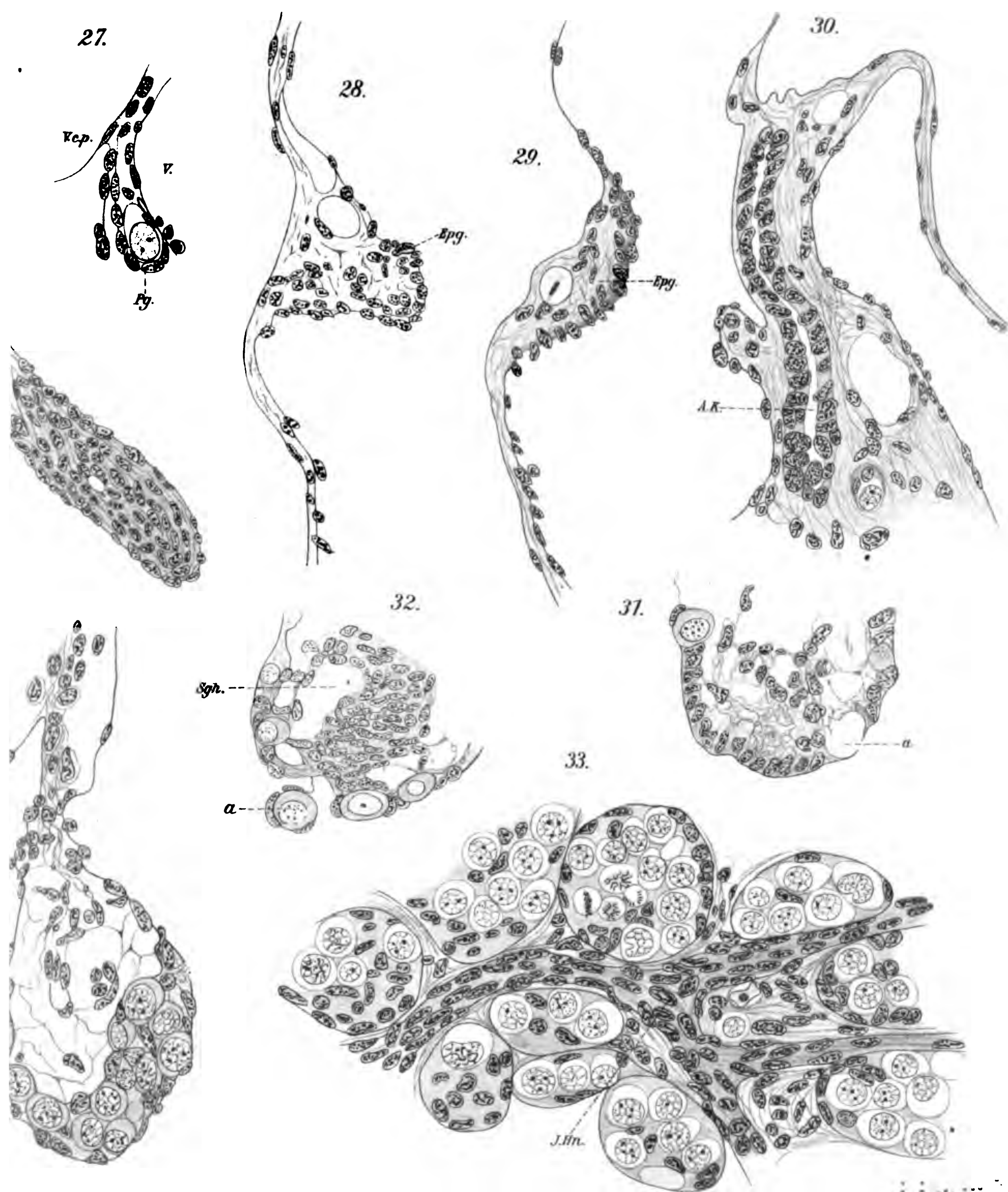




Pgh.
Kepth.

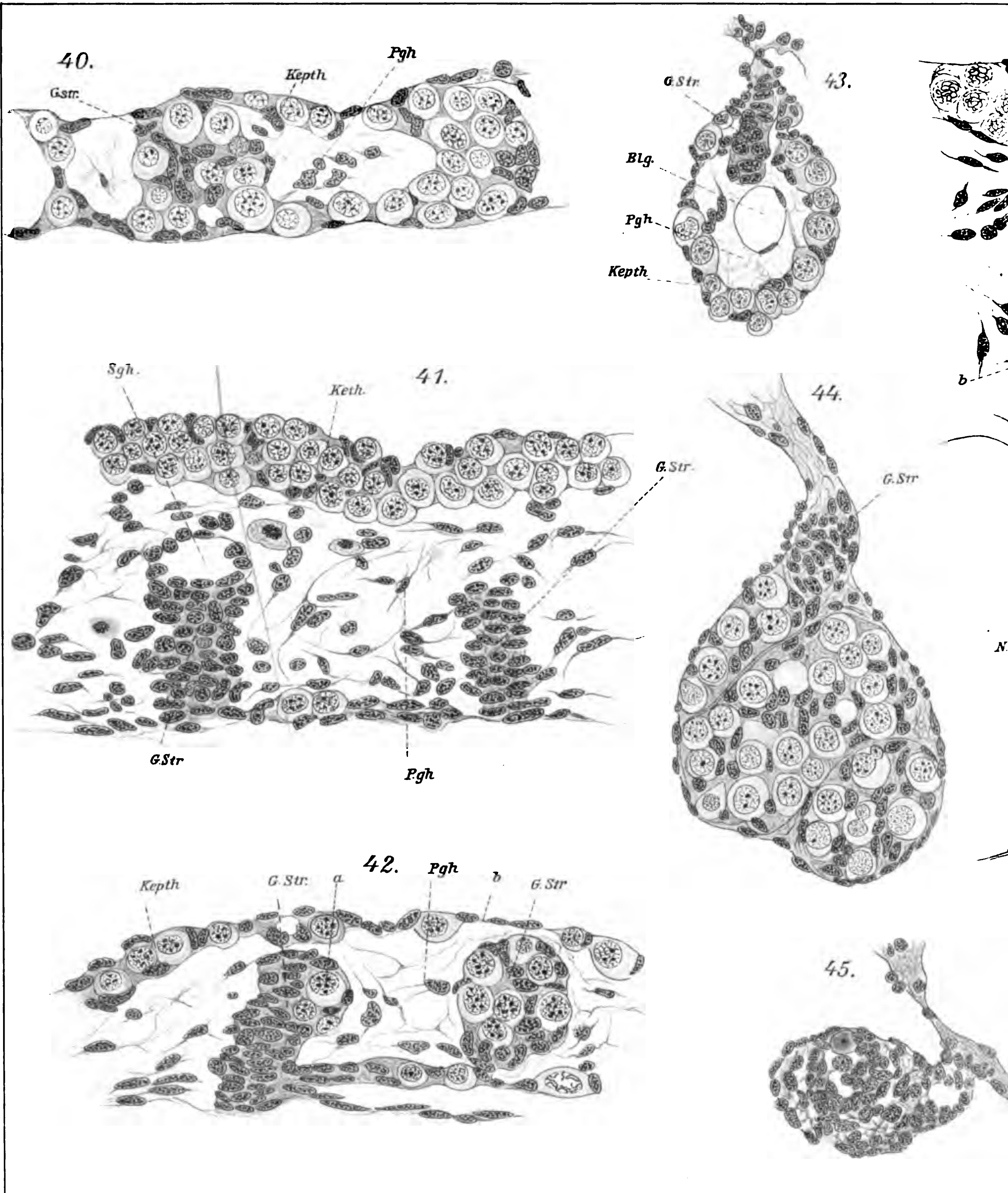
C.Kuschakewitsch del.

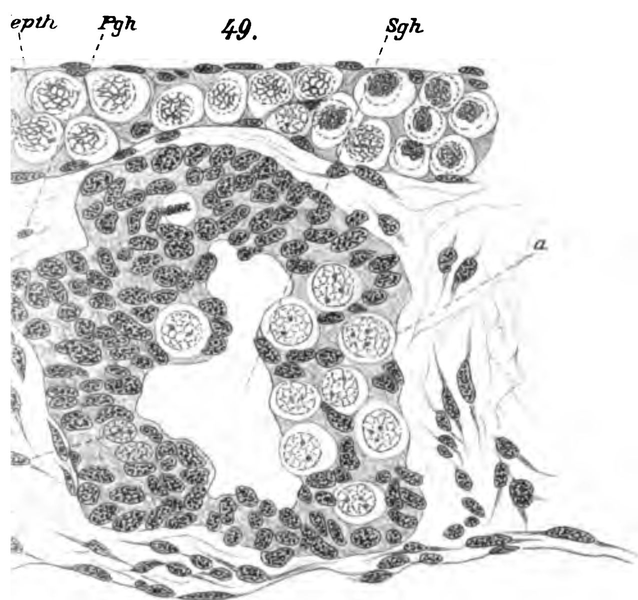
Verlag von Gustav F

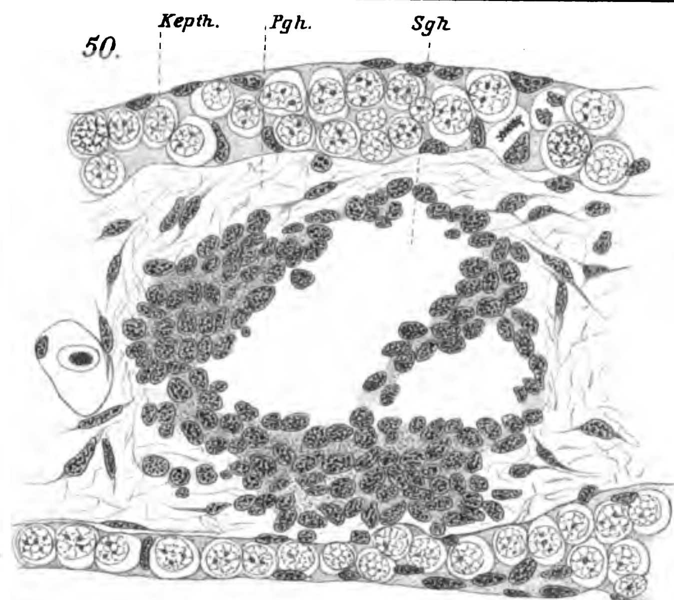


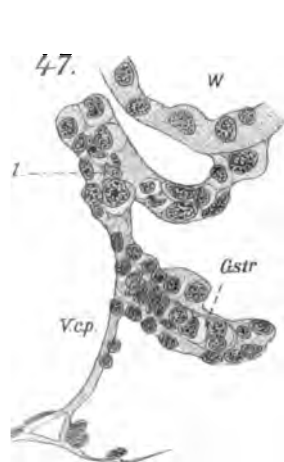
ischer in Jena

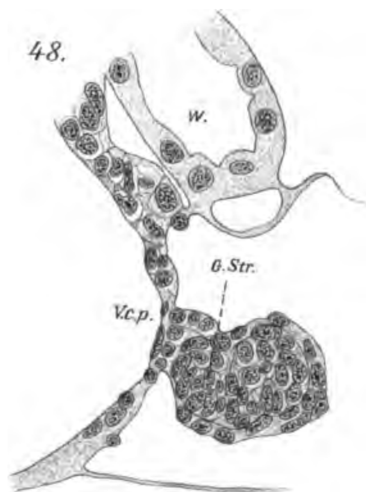
Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig

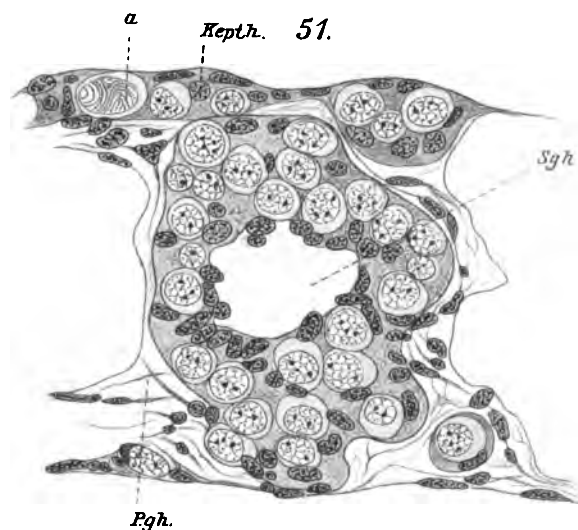

40.
Gstr.
Kepth
Pgh
41.
Sgh.
Keth.
G.Str.
G.Str
Pgh
42.
Kepth
G. Str.
a.
Pgh
b
G. Str
43.
G.Str.
Blg.
Pgh
Kepth
44.
G.Str
45.
b
N.

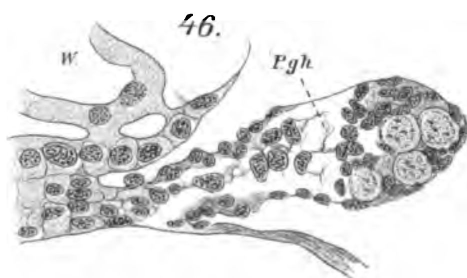






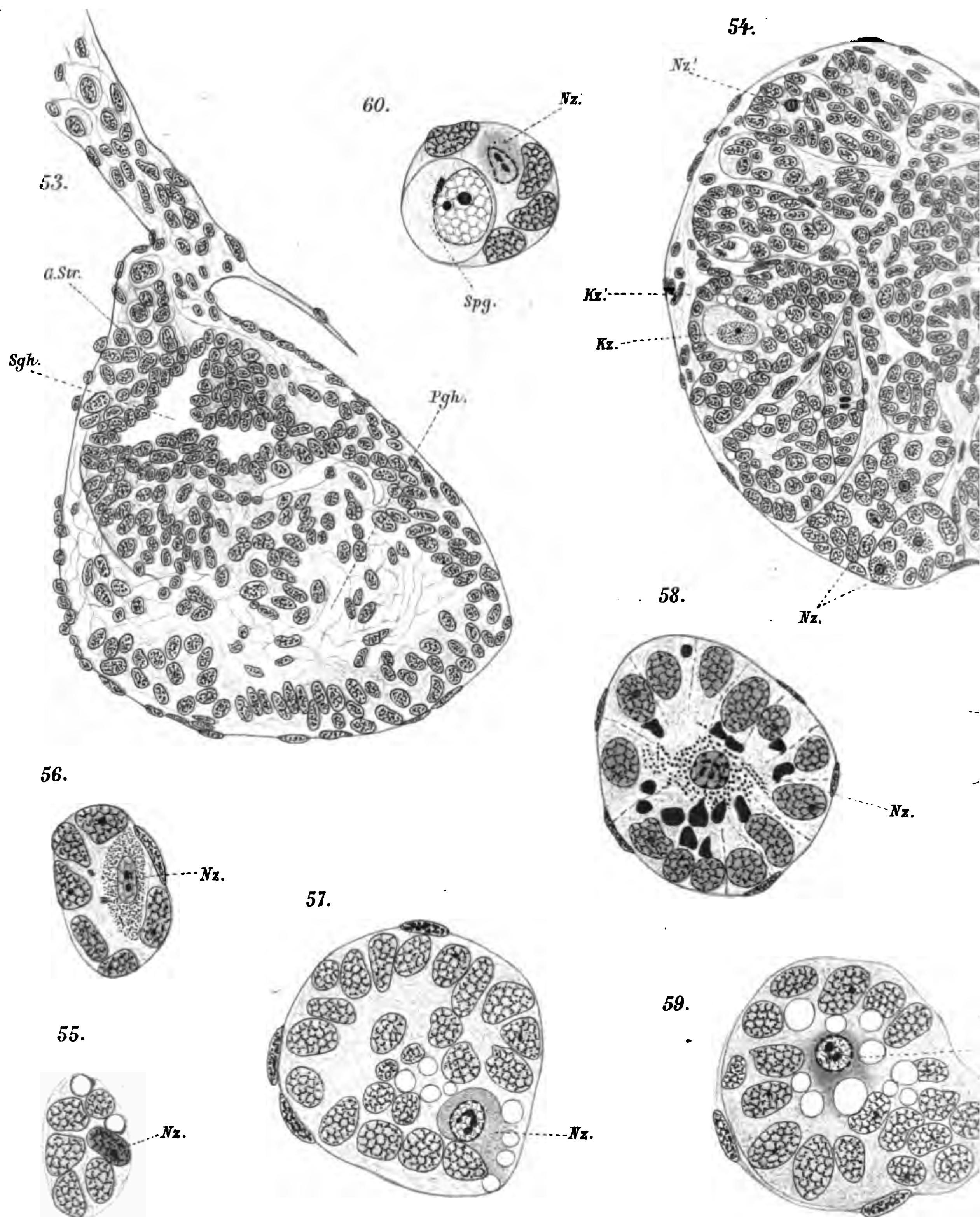




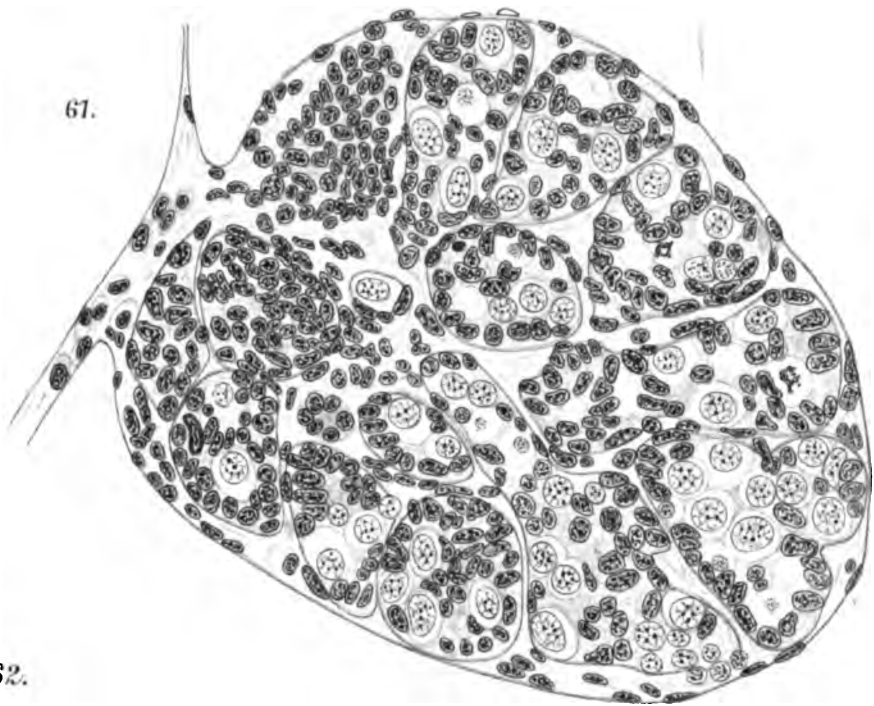




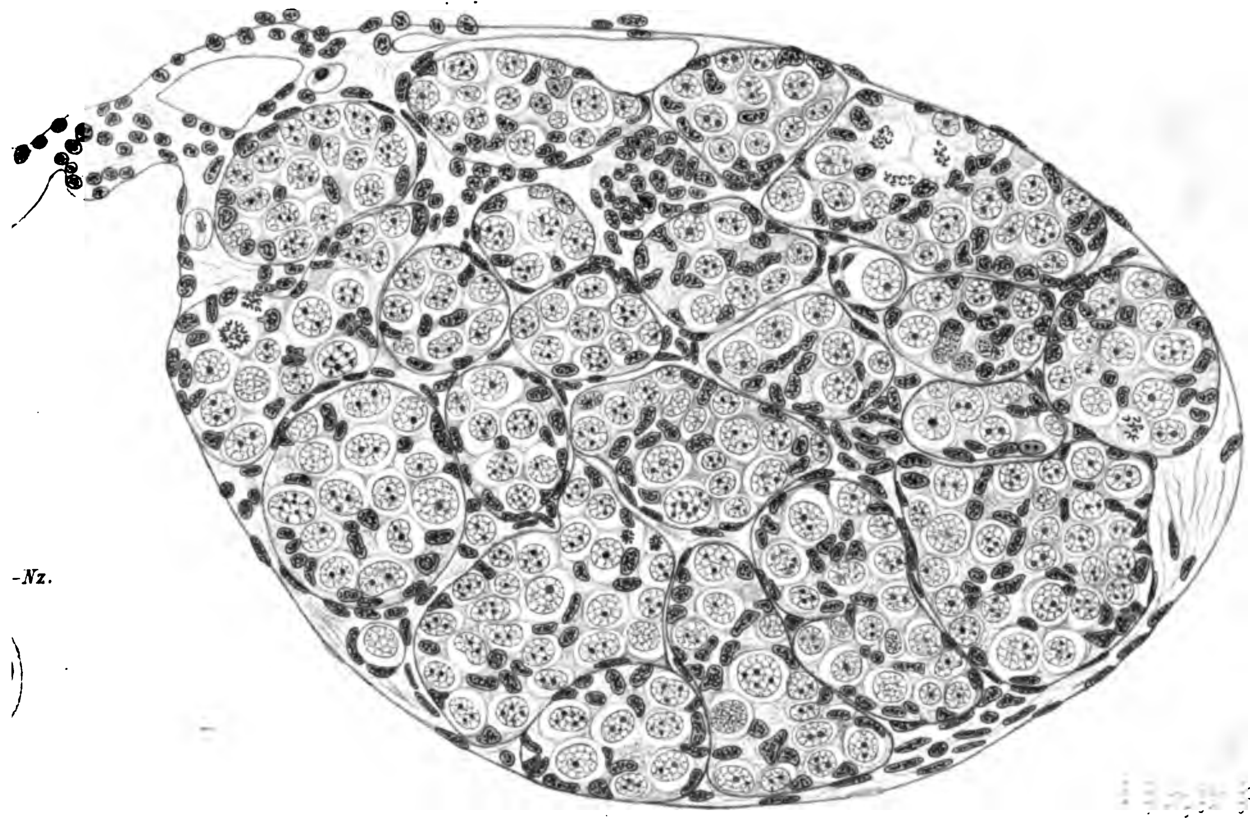
Fischer in Jena


54.
Nz.'
60.
Nz.
53.
Spg.
G.Str.
Kz.'
Kz.
Sgh.
Pgh.
58.
Nz.
56.
Nz.
Nz.
57.
59.
55.
Nz.
Nz.



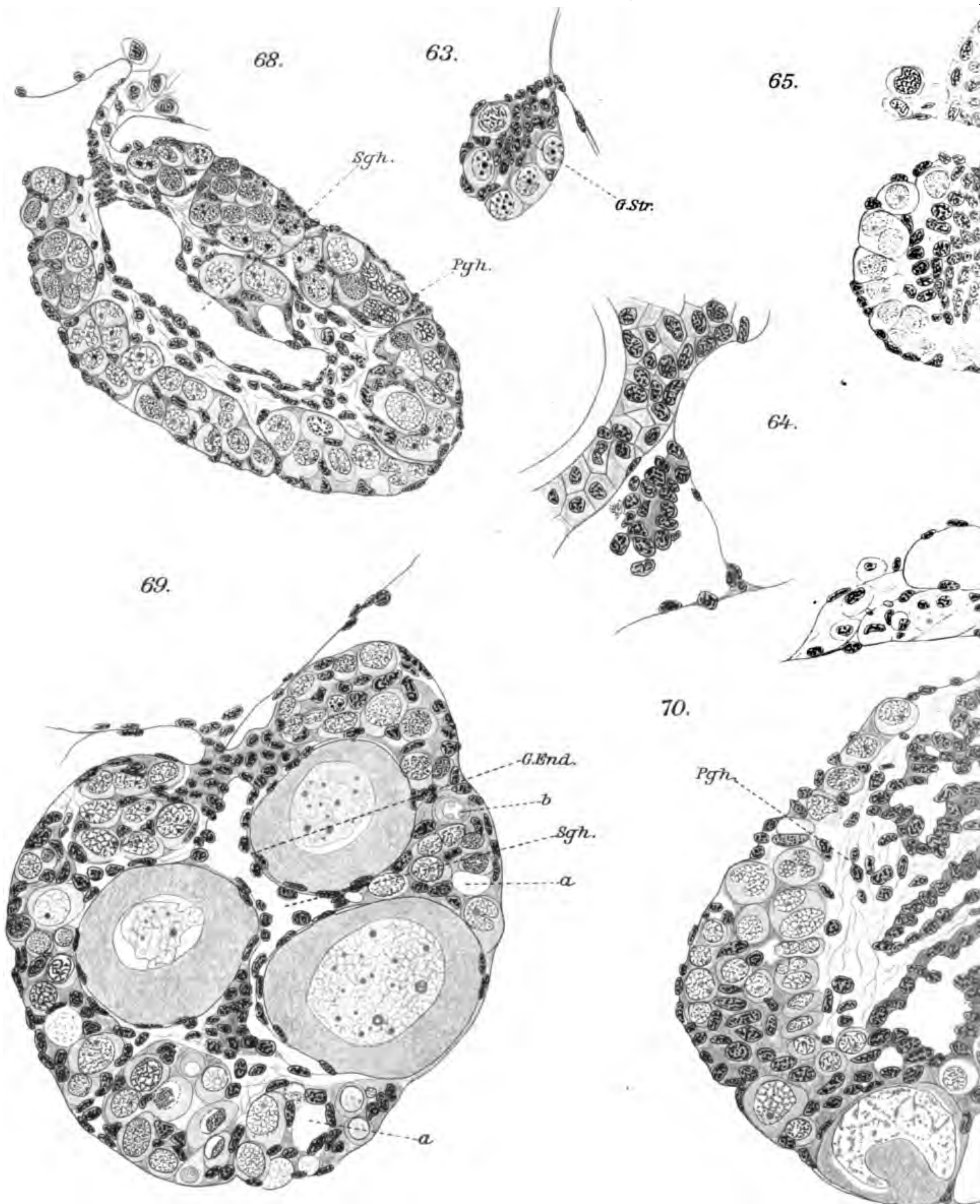


62.



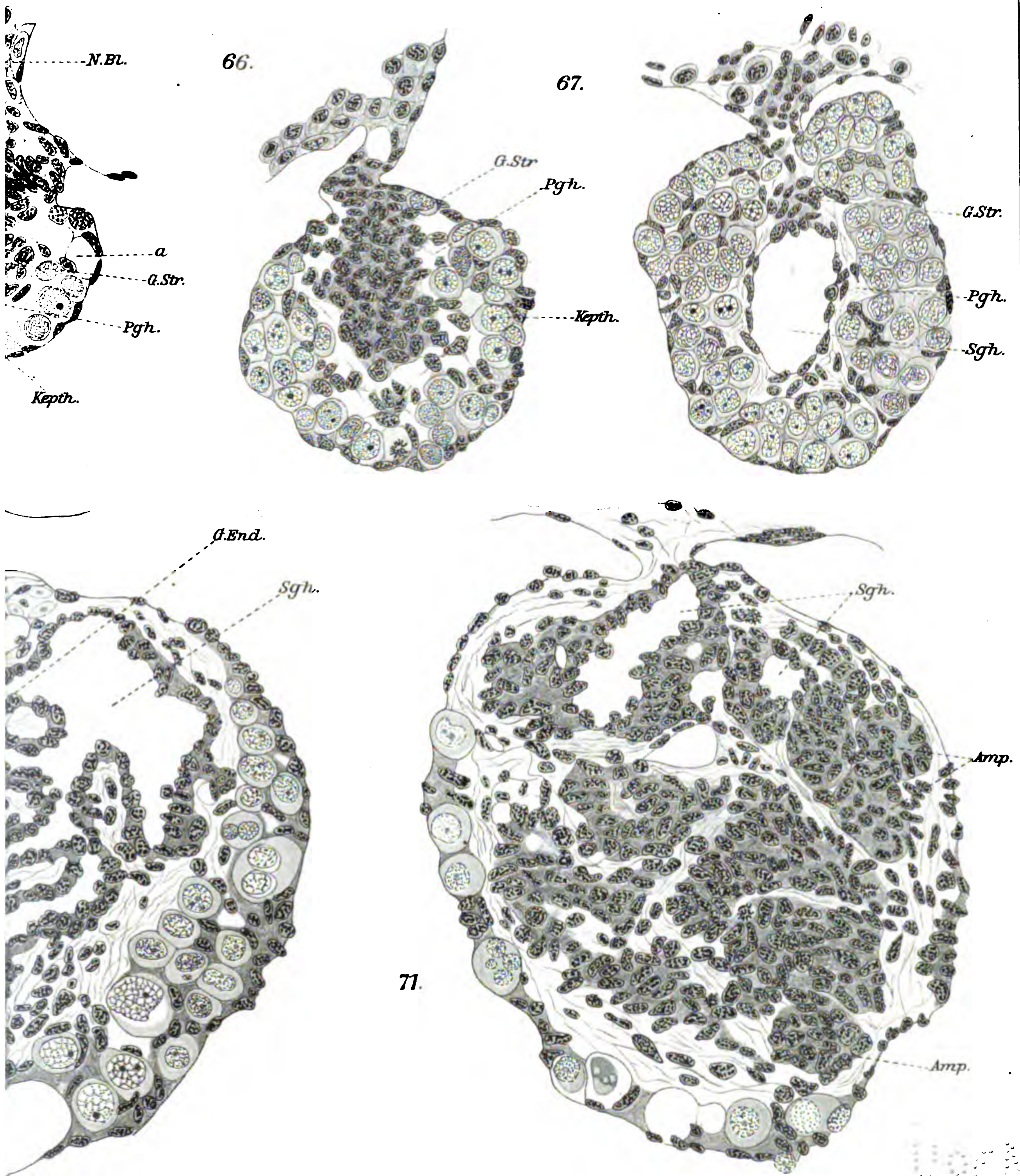
Fischer in Jena

Lith.Anst v.E.A.Funke Leipzig



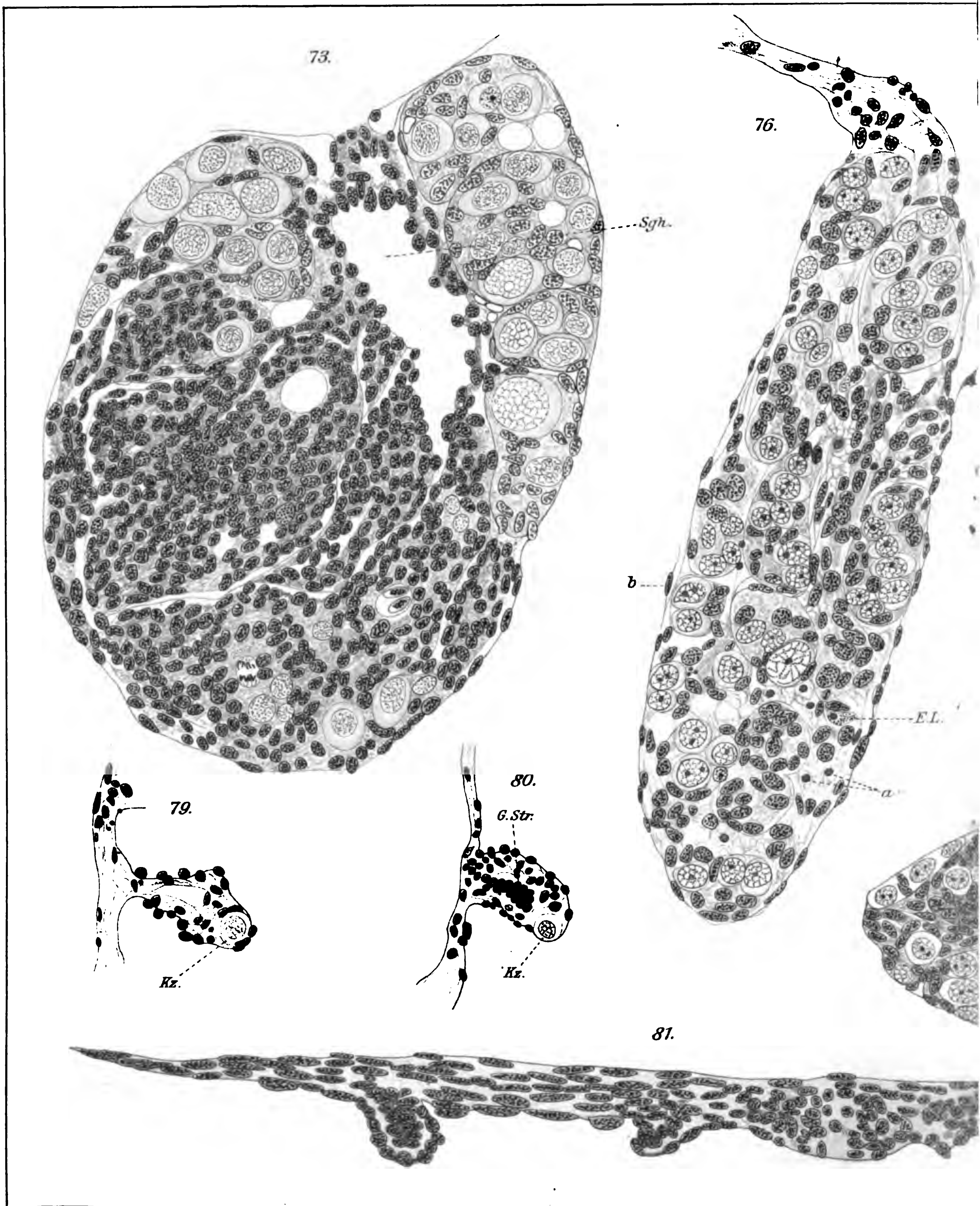
S. Kuschakewitsch del.

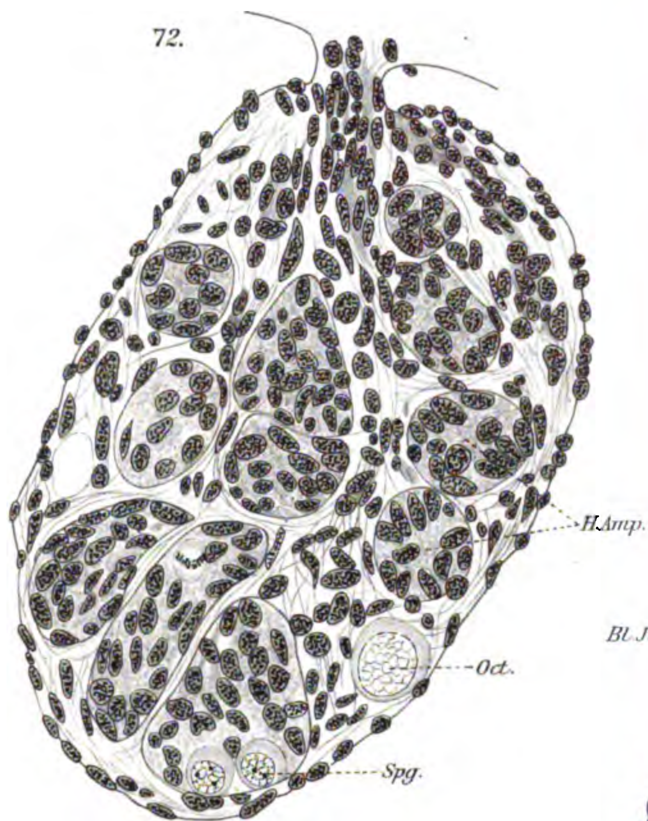
Verlag von Gusta



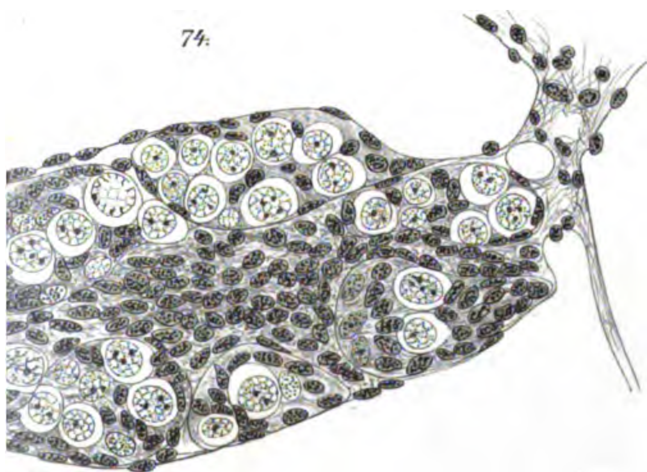
Fischer in Jena

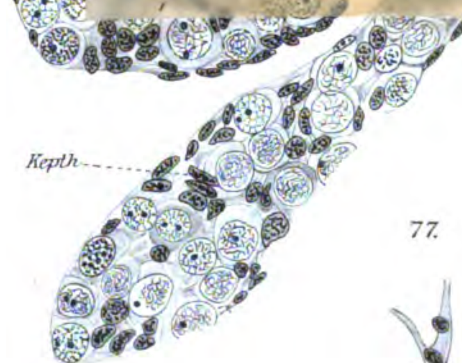
Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

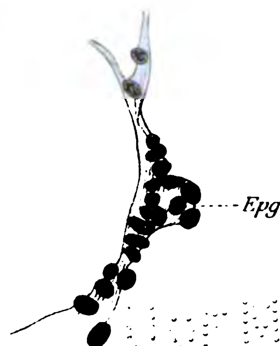

73.
Sgh.
76.
b
E.L.
a
79.
Kz.
80.
G.Str.
Kz.
81.









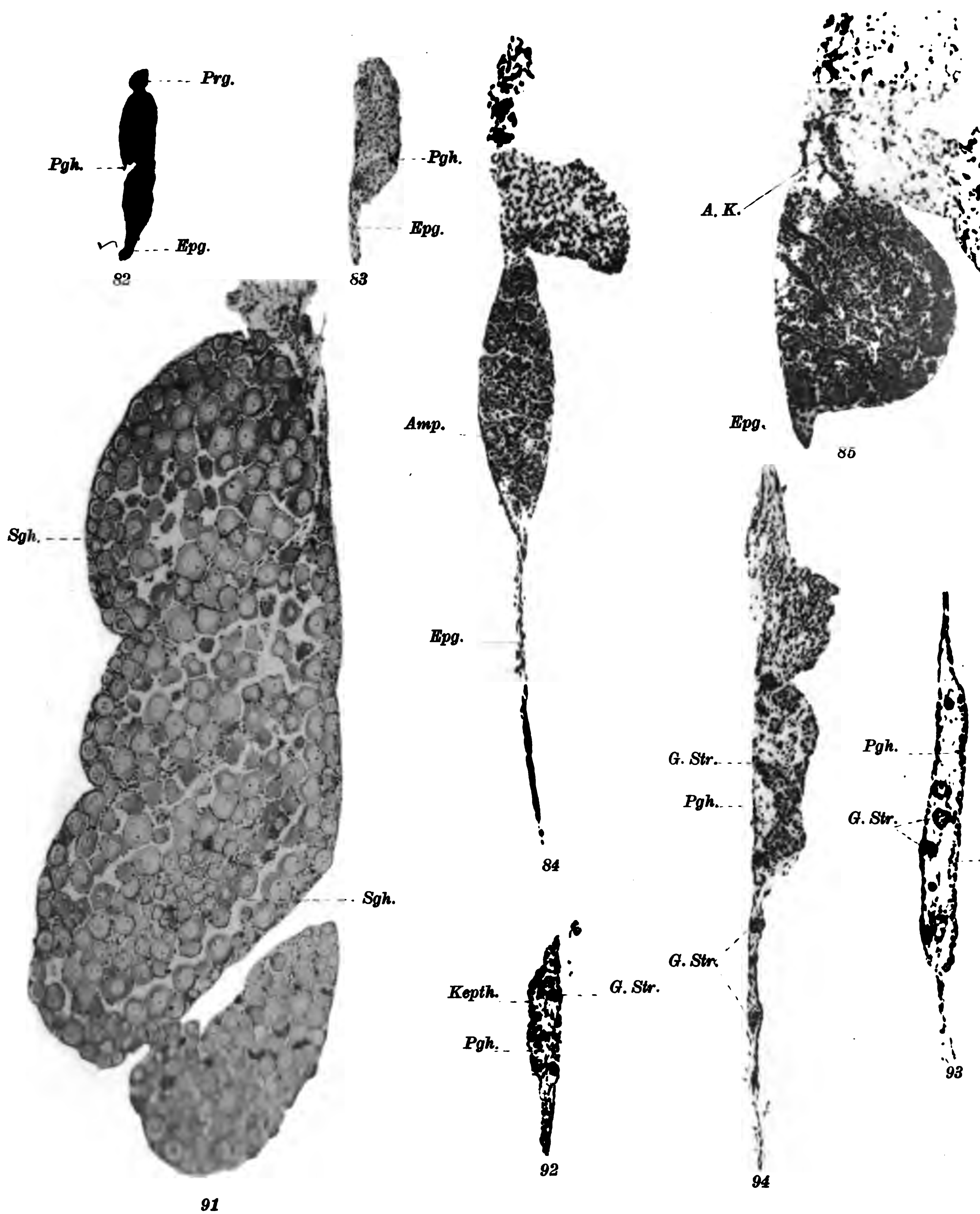


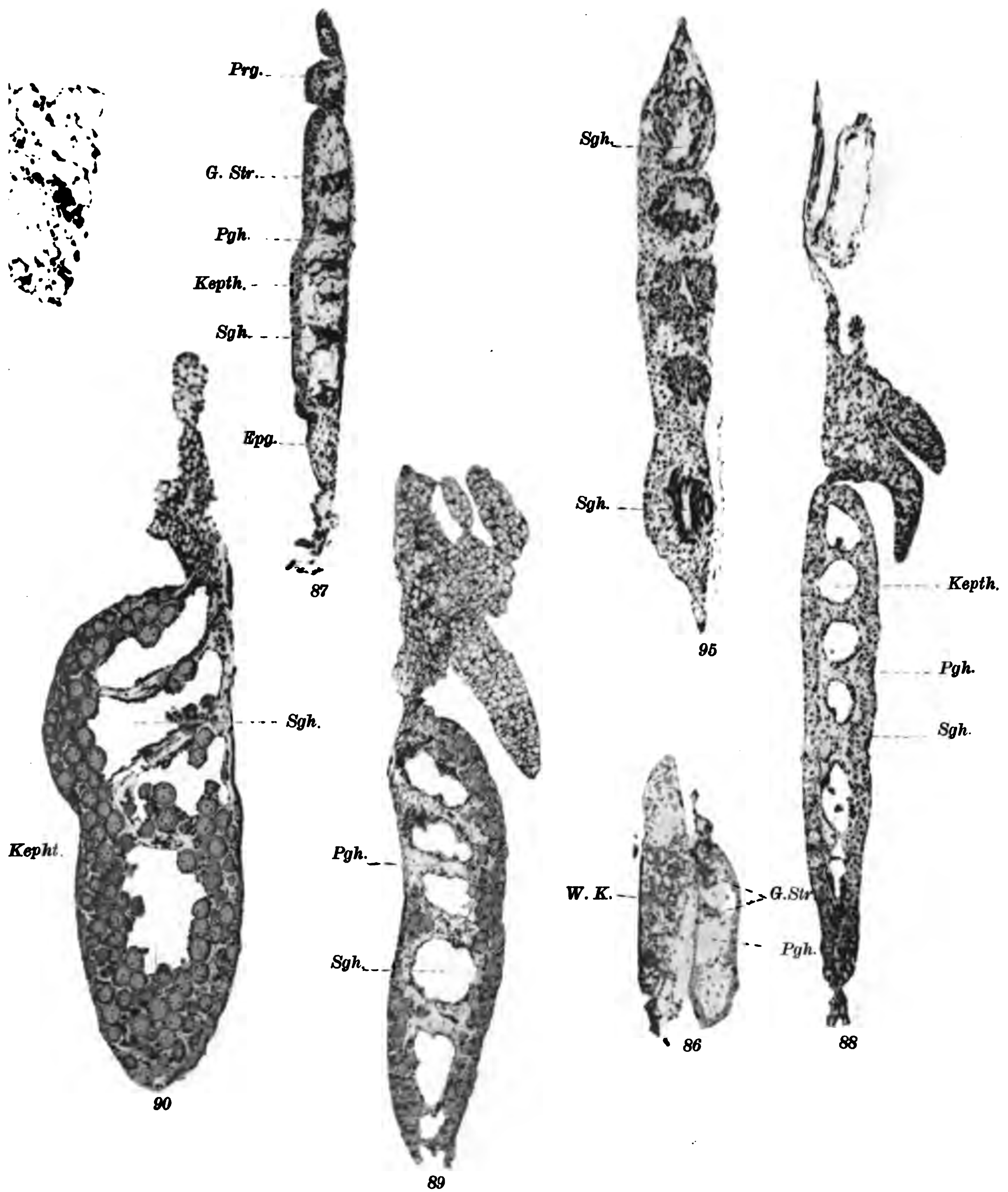




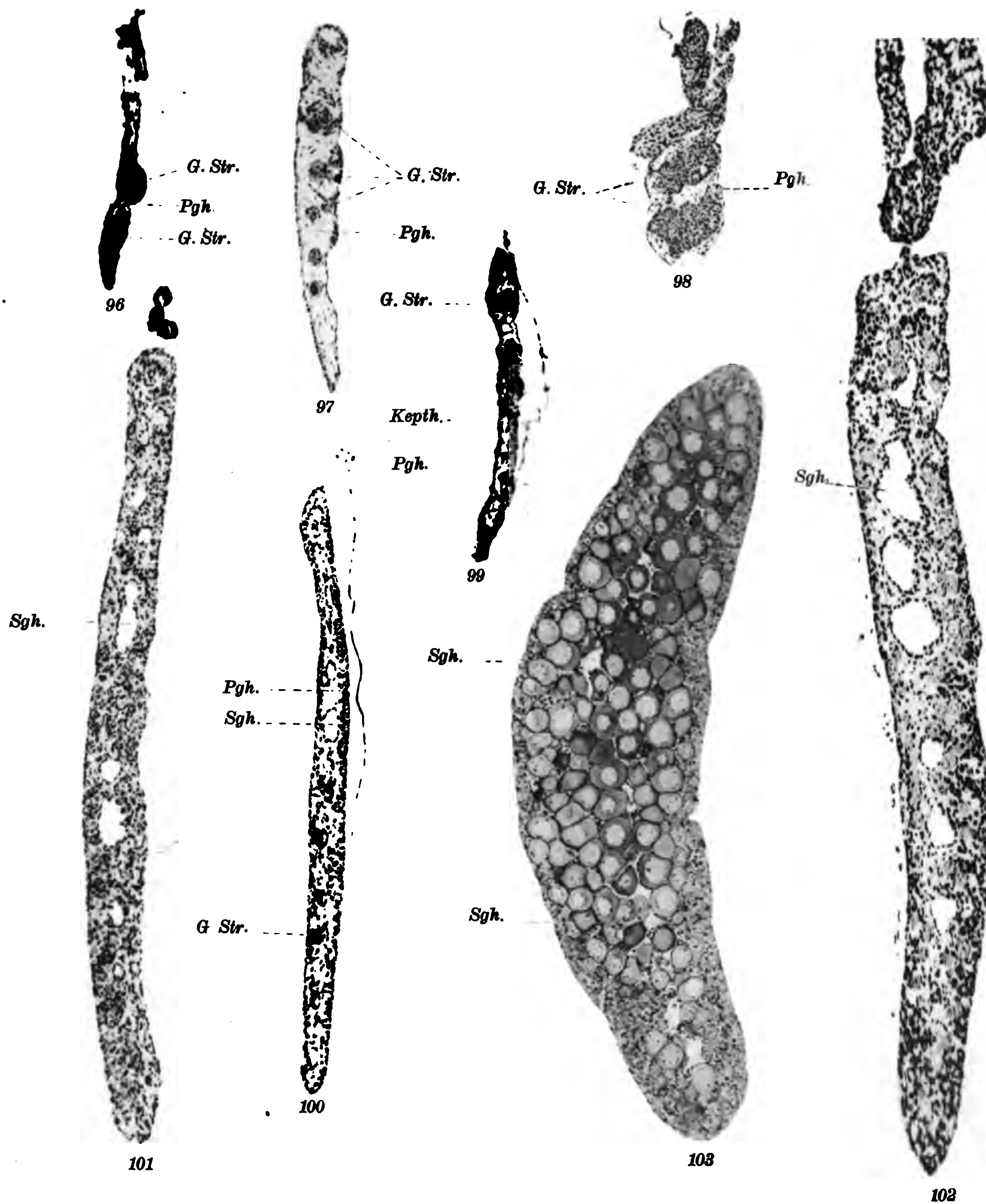
Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


Prg.
Pgh.
Epg.
82
Pgh.
Epg.
83
Amp.
Epg.
84
A. K.
Epg.
85
Sgh.
Sgh.
91
Kepth.
G. Str.
Pgh.
92
G. Str.
Pgh.
G. Str.
94
Pgh.
G. Str.
93

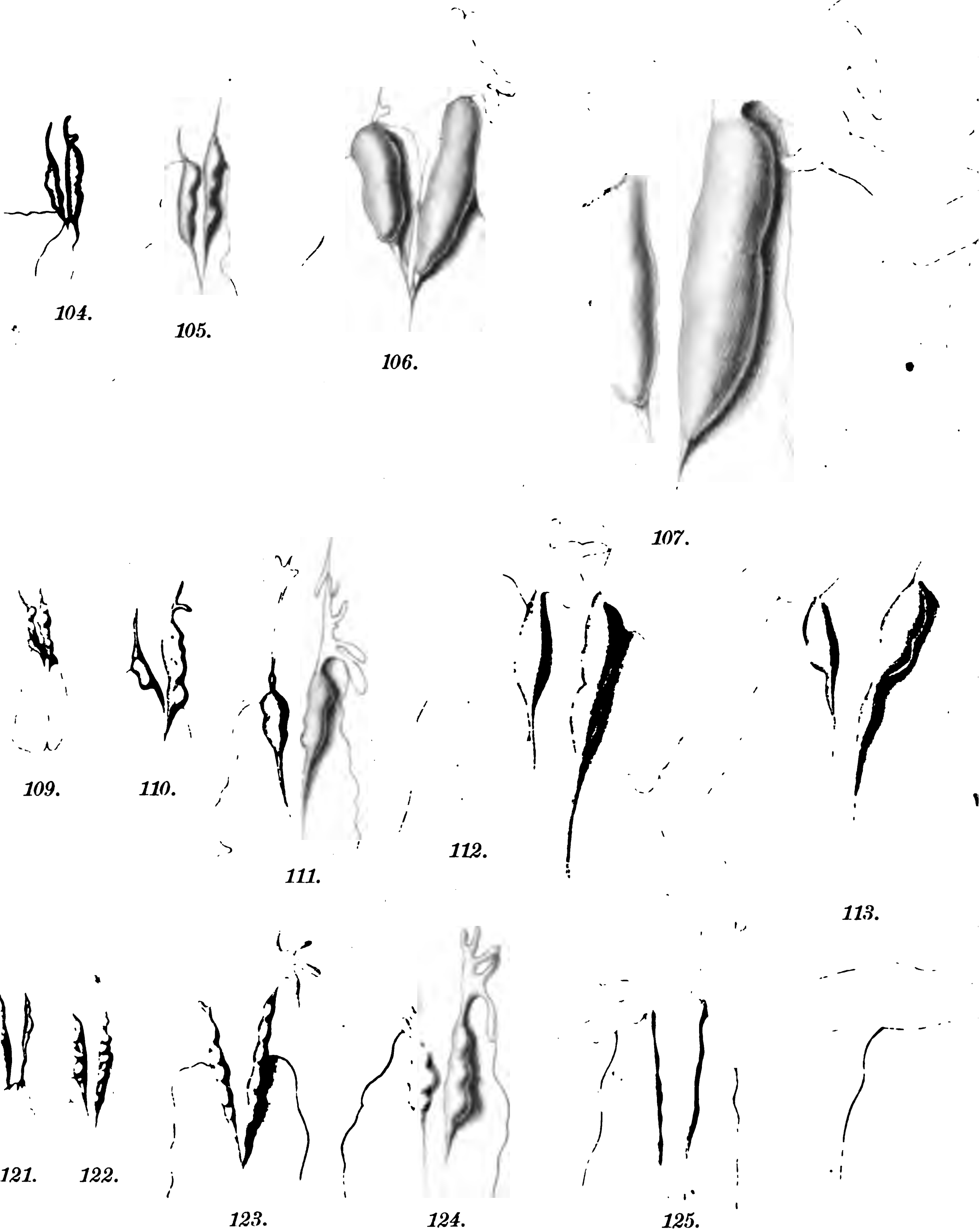


Crayondruck von J. B. Obernetter, München.



Kuschakewitsch.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München



R. Ehrlich und S. Kuschakewitsch del.

Verlag von

108.

116.

117.

118.

115.

114.

119.

120.

129.

126.

127.

128.

Gustav Fischer in Jena.

Unter den ansehnlichen Beständen an rezenten Sauriern und Ophidiern im Kgl. Naturalienkabinett zu Stuttgart, deren Bearbeitung und Neuordnung im Sinne moderner Systematik mir von dem Vorstande der Sammlung, Herrn Oberstudienrat Prof. Dr. KURT LAMPERT, im Herbst 1909 anvertraut wurde[1]), fand ich eine in jeder Hinsicht sehr eigenartige Lacertenform.

Das Tier, ein ♀, befand sich in einem Glase mit folgender Etikettierung:

1446. Lacerta agilis L., var. colchica EICHW.
Makmelberg, 2000 m O. FRAAS 1875.
(Libanon)

Das „Zuwachsverzeichnis der Reptilien und Amphibien" besagt unter No. 1446 das gleiche, nur mit der etwas genaueren Fundortangabe: „bei den Cedern (Makmelberg)".

Die Eidechse stammt demnach aus der an interessanten Stücken durchaus nicht armen Reptilienausbeute, die Prof. Dr. OSKAR FRAAS von seiner Libanonforschungsreise im Jahre 1875 mitgebracht hat; und da wir es hier mit einer Form zu tun haben, die wohl zu anderen erst in neuester Zeit genauer bekannt gewordenen Formen unverkennbare Beziehungen, zu *Lacerta agilis* aber fast gar keine aufweist, vielmehr schon in dem einen allein vorliegenden weiblichen Exemplare die deutlichen Merkmale eines durchaus selbständigen Typus zeigt, so möchte ich ihr den Artnamen *Lacerta Frasii* verleihen.

Ueber ihre Beziehungen zu bereits bekannten Formen sei weiter unten einiges gesagt; zunächst soll hier ihre genaue Charakterisierung folgen.

Allgemeine Erscheinung und Größe.

Sowohl an *Lacerta vivipara* wie an *Lacerta parva* erinnernd; in Färbung und Zeichnung wieder mehr einer jüngeren *Lacerta agilis* ähnelnd.

---

1) Die Chelonier des Museums wurden bereits von Prof. Dr. F. SIEBENROCK in Wien, unserm berufensten Schildkrötenkenner, einer eingehenden Revision unterzogen.

Kopf klein, 1/5 der Körperlänge (beim ♀), taurica-ähnlich geformt, in der Backengegend nur schwach aufgetrieben (beim ♀); Pileus stark konvex gewölbt; Kopfbreite 2/3 der Länge, Kopfhöhe 1/2 der Länge, Pileusbreite 1/2 der Länge.

Schnauze eher kurz, Abstand vom Vorderwinkel der Augenspalte zur Spitze (= 5 mm) geringer als der Abstand vom Hinterwinkel der Augenspalte zum hinteren Trommelfellrand (= 5,5 mm).

Mundspalte schwach S-förmig geschwungen.

Hals breit, etwa ebenso breit wie der Kopf (beim ♀).

Rumpf subzylindrisch.

Schwanz (beim Originalexemplare regeneriert) anscheinend nicht besonders zur Länge und Verjüngung geneigt.

Hintergliedmaßen kurz (beim ♀), den Ellbogen der vorderen nicht, nur etwa die Handwurzel erreichend.

Maße in mm:

Totallänge	(112)	Kopfbreite	8
Kopfrumpflänge	60	Kopfhöhe	6
Schwanzlänge	(52)	Pileusbreite	6
Schnauzenspitze bis Vorderbeinansatz	20	Vorderbeinlänge	17
Kopflänge	12	Hinterbeinlänge	26

Pholidose.

Rostrale berührt nicht das Nasenloch, stößt nicht mit dem Internasale zusammen.

Internasale deutlich breiter als lang, der Länge nach etwas konkav.

Frontale etwas kürzer (3,5 mm) als sein Abstand von der Schnauzenspitze (4 mm); 2½mal so lang als an der schmalsten Stelle breit; mit dem 1. Supraoculare nicht zusammenstoßend.

Granula (zwischen Supraocularen und Superciliaren) stark reduziert, rechts 3, links 5 an der Zahl.

Superciliaria beiderseits 5; das erste ist das größte; das zweite ebenso lang, aber schmäler; die übrigen wesentlich kleiner.

Parietalia etwa ebenso lang wie das Frontale; durch das erste Supratemporale nicht konkav ausgeschweift, sondern im ganzen Verlauf ihres Außenrandes stark konvex ausgebogen; das oberste Postoculare nicht berührend.

Occipitale etwas kürzer, aber deutlich breiter als das Interparietale.

Nur ein Nasofrenale jederseits; kaum niedriger als das Frenale; viereckig, nur dem 1. Supralabiale aufgesetzt.

Supranasale vom Frenale deutlich getrennt.

Vom Supranasale scheidet sich (besonders deutlich rechts) ein Scutum subnasale, das sich zwischen Nasenloch und 1. Supralabiale einkeilt.

Frenooculare im Mitteldurchmesser bedeutend kürzer als dessen Abstand vom Hinterrand des Nasenlochs; ist (besonders deutlich rechts) durch 2 dem 4. Supralabiale aufsitzende und das Suboculare berührende Praeocularia vom Augenspalt getrennt.

4 Supralabialia vor dem Suboculare.

Supratemporale, Massetericum, Tympanale kräftig entwickelt; auch die übrigen Temporalia ziemlich groß, daher von geringer Anzahl.

1. Supratemporale über doppelt so lang als hoch, nach hinten zu ausgesprochen verschmälert; es folgen (am Außenrand des Parietale) rechts 2, links 3 kleinere Schildchen.

Massetericum groß, etwas schräg (nach vorn geneigt) gestellt

vom ersten Supratemporale	durch ein	Schildchen getrennt.
vom Tympanale	durch ein	
vom nächsten Supralabiale	durch ein	
und vom Postoculare	durch zwei	

Rückenschuppen (um die Rumpfmitte etwa 32 in einer Querreihe) recht groß, verrundet hexagonal und glatt; nur gegen die Schwanzwurzel zu ganz schwach gekielt; gegen die Bauchtafeln zu an Größe deutlich zunehmend. Auf die Länge einer Bauchtafel gehen am Rücken etwa 3, am Bauchrande 2 bis 3 Schuppenreihen.

Obere Schwanzschuppen nicht sehr breit (relativ schmäler und länger als bei *Lacerta caucasica* MÉHELY), sehr deutlich längsgekielt; hinten stumpfwinkelig zugespitzt, doch nicht mucronat; Alternieren kurzer und langer Wirtel nicht sehr auffallend (Schwanz nur 24 mm von der Analspalte an primär; beim regenerierten Schwanzteil — 28 mm — Alternieren überhaupt kaum bemerkbar); auf der Schwanzbasis oberseits in der Mittelfurche auf eine ganz kurze Strecke kleinere Schuppen vorhanden.

Obere Tibialschuppen beträchtlich kleiner als die Rückenschuppen (auf 8 Tibialschuppen gehen etwa 5 Dorsalschuppen), rhombisch, gewölbt, glatt.

19 Gularschuppen in der Mittellinie; Kehlfurche deutlich; Halsband gezähnelt, aus 8 Schildern, die kaum breiter als lang sind, bestehend.

Bauchplatten in sechs (bis etwa zur 20. Querreihe aber — durch die sehr großen Randschilder — eigentlich acht) Längsreihen und 32 Querreihen.

Analplatte groß, etwa $1^1/_2$mal so breit als lang, von 2 Bogenreihen kleinerer Schildchen umsäumt, deren innere ein relativ sehr großes, stark querverbreitertes Praeanale entwickelt.

Femoralporen rechts 14, links 15.

Untere Schwanzschuppen an der Schwanzbasis glatt, weiter hinten fein gekielt; anfangs ziemlich gerade abgestutzt, dann mehr oder weniger zugerundet; Alternieren kurzer und langer Wirtel auch hier nur schwach bemerkbar.

Farbenkleid.

Pileus licht sandbraun, spärlich schwarzbraun gesprenkelt und bestäubt; Rumpf- und Schwanzoberseite ebenfalls sandfarben, Temporalband etwas dunkler.

Der Superciliarstreif beginnt jederseits in Form weißlicher „Kettenstriche“, die sich weiter hinten allmählich in nach dem Parietalband zu deutlich schwarzbraun umrandete, nach außen aber offene, verwaschene Augenflecken auflösen (es stehen in einer Reihe — bis zum Ansatz der Hinterextremitäten — etwa 15—16 solcher Flecken) und schließlich auf dem Schwanze als schwach ausgeprägter heller Längsstreifen fortsetzen.

In der Zone des Occipitalbandes nur im Nacken einige ganz schwache, irreguläre schwarzbraune Punktflecken angedeutet.

Die Flecken der (sekundären) schwarzbraunen Zeichnung auf der Zone des Parietalbandes umschließen — medianwärts geöffnet — verlöschende Augenflecken, die als Reste des lichten Dorsalstreifens aufzufassen sind.

Die ausgeprägtesten dunkelumrandeten Ocellen aber stehen auf der Zone des sepiabraunen Temporalbandes, von dem sie sich, besonders im Anfang, wo die ersten 4—5 jederseits schön kobaltblau gefärbt sind, sehr klar abheben.

Der weißliche Subocularstreif ist nur bis etwa in die Schultergegend deutlich sichtbar, dann verschwindet er nahezu vollständig und läßt nur einen schwachen lichten Schimmer auf den Flanken ahnen, um auf den Hinterschenkeln noch einmal in Form sehr undeutlicher Augenflecke und schließlich an den Schwanzseiten als etwas deutlicherer, heller Längsstreif aufzutreten.

Das Maxillarband enthält nur Spuren einer, zum Teil auch zur Ringfleckenbildung neigenden dunklen Sekundärzeichnung.

Auf dem (von der Bauchmittellinie aus gezählt) 3. Ventralenpaar stehen tief schwarzbraune Flecken, auf jedem Schild einer, so daß er etwa das 3. Viertel der Schildes (von der Bauchmitte aus gerechnet) bedeckt, während das 4. Viertel, d. h. also der an die Randschildchen angrenzende Teil und ebenso diese Randschildchen (oder 4. Ventralschilderpaare) selbst fast ausnahmslos kobaltblaue Färbung zeigen.

Die Oberseite macht demnach einen vielfach — wenn auch teilweise nur undeutlich — ocellierten Eindruck; die Unterseite ist im übrigen eintönig weißlich gefärbt.

Um nähere Anhaltspunkte über diesen interessanten Fund zu gewinnen, wandte ich mich an Prof. Dr. EBERHARD FRAAS, den jetzigen Konservator der mineralogisch-geologischen Abteilung des Stuttgarter Museums, der mir in der liebenswürdigsten Weise ein Reisenotizbuch vom Jahre 1875 mit handschriftlichen Aufzeichnungen seines Vaters OSKAR FRAAS, eine auf Grund dieser Notizen ausgearbeitete sehr lesenswerte Publikation desselben [1]), sowie endlich eine genaue französische Karte des uns hier interessierenden Gebietes (im Maßstab 1 : 200 000) zur Verfügung stellte.

Auf diese Weise gelang es mir festzustellen, daß die Exkursion nach den „Cedern" bei Bscherreh, auf der unter anderm die merkwürdige Lacerta erbeutet wurde, in der Zeit vom 20. Mai bis 8. Juni 1875 stattfand. Und zwar muß das Tierchen selbst am Sonnabend, dem 22., oder am Sonntag, dem 23. Mai, also gleich zu Anfang der Expedition, bei der Cederngruppe, demnach in einer Höhe von etwa 1900 m (1925 m ist auch nach neueren Angaben die genaue Höhe der Gruppe ü. M.) gefangen worden sein.

Um die Zeit lag ringsum noch viel Schnee; die Eidechse scheint aber bereits deutlich gravid gewesen zu sein.

Folgende Bemerkungen aus dem Notizbuch der Reise scheinen mir zur Charakteristik der Oertlichkeit besonders geeignet:

„Donnerstag, 20. Mai, ab 4^{30} nach Ba'albek." Anér. 773. 20° C im Zelt.

An Kerak Noë vorüber sieht man die tertiären und quaternären Bildungen in ununterbrochener Reihe sich fortsetzen. Erstere erinnern sehr an glaciale Bildungen, die sich in Quermassen in die Ebene legen. Einzelne Bergspitzen ragen gleich tumulis aus der Ebene.

---

1) „Drei Monate am Libanon" von Prof. Dr. OSKAR FRAAS. 2. Auflage. Stuttgart, Verlag von Levy & Müller, 1876. (8°, pp. I—IV und 1—108.)

Freitag, 21. Mai, A. 756. +15° C .... endlich 11 Uhr ab nach den Cedern. Von Dêr el-Ahmar (745 = 308 m) durch einen frischen grünen Eichenwald, den ersten auf der ganzen Reise, sanft hinan. Immergrüne Eichen, die eben Blätter und Blüten bekommen, schmalblätterige Esche, Kreuzdorn, Schlehdorn, Liguster bilden ein zwar niedriges aber ziemlich dichtes Gehölz voll wilder Tauben und Rebhühner ..... Mit 585 m nach ʿAinêta gelangt, einem im Winter verlassenen, seit 14 Tagen wieder bezogenen Dorf in einem 1 km breiten Längstal.

Samstag, 22. Mai.

Vor Sonnenaufgang geweckt zum Uebergang über den Alpenpaß[1]), der nur bei hartem Schnee zu passieren ist. 4 Uhr bei 8° C anéroid 720 = 585 über Saehli. Von ʿAinêta an sogleich steil aufwärts, auch hier ein ganz anderes Pflanzenbild wie auf der Westseite, keine Myrthen und duftigen Thymian, keine Cyclamen usw.; stachlige Gewächse, hölzerne Stauden, die auf dem Boden kriechen. Der Papaver ist gelb.

Die Cedern.

In einer Bucht des Makmel-Gebirges in hohem Bscharreh liegen verschiedene Bergstürze des weißen harten Austernkalkes. Sie haben mit den Moränenschüben vielfache Aehnlichkeit, indem sie auf Stunden weit am Berggehänge hin schollenartig vorgeschoben sind. Auf 7 solcher Felsenschollen steht der Rest der alten Libanonwälder, heute noch 377 Stämme, die Zwillinge, Drillinge usw. als 1 Stamm gezählt. Von Nachzucht junger Bäume ist keine Rede, die ältesten sind tausendjährige, die jüngsten hundertjährige Pflanzen .... Das Bilsenkraut rotbraun, Wolfsmilchpflanzen, gröbere Sedum und Saxifraga, besonders aber decken die großen Begoniablätter das ganze Feld ....

Bei 1055 m ein großes Schneefeld, das ein Tal zugefüllt hat; über dasselbe noch ohne Schwierigkeit bis zur Höhe des Passes, 1355 m über S. — Auf der Höhe eine Tulpe, überall die Stachelbüsche oder Igelwarzen, rot und blau, Rhododendron minimum, im Schutz der Stachelbüsche kleine Blümchen, Scylla weiß und blau gestreift. Zahlreiche Corydalis; so geht es mit vielen Schwierigkeiten abwärts über Schnee zu den Cedern .... Im Hintergrund der Cedern erheben sich die Berge steil ansteigend als eine geschichtete Masse von Kalken und Mergeln, an deren Fuß eine schiefe Ebene, worauf zahllose Schutthügel, die sich reihenweise aneinander ketten, je durch ein kleines Tal voneinander getrennt, innerhalb dessen das Schneewasser derzeit steht.

---

1) El Adib (Anm. des Verf.).

In der Mitte dieser Schutthügel stehen auf 7 solchen langgestreckten, von S.O. — N.W. sich hinziehenden Hügeln die Cedern." —

Der Makmelberg selbst (Dschebel Makmal) erhebt sich in einer Höhe von 3052 m, als die dritthöchste Spitze des Libanonrückens, etwa 10 km nördlich dieser Stelle, kann also hier nicht in Betracht kommen. Vielmehr haben wir als Fundgebiet unserer Lacerta die eben geschilderte nähere Umgebung der Cedern in einer Höhe zwischen 1900 und 2000 m zu betrachten. Ueber das Tier selbst findet sich im Tagebuch keine Notiz (in dem gedruckten Bericht heißt es — auf p. 22 — nur im allgemeinen): „... die Schnapsflasche füllt sich täglich mehr mit Eidechsen, Fröschen, Schlangen und Käfern", während weiter unten (im Tagebuch) vermerkt steht:

„Mittwoch, 26. Mai, Sgharda anér. 759,5, 20° C. Ruhetag. — Amphisbaena gefangen."

Dieses Tier, eine *Blanus*-Art, konnte ich ebenfalls in der Sammlung auffinden, und zwar ist es ein stattliches Exemplar (Totallänge 240, Körperlänge 212, Schwanzlänge 28, größter Durchmesser 12 mm) der von FRANZ WERNER erst im Jahre 1898[1]) beschriebenen, von *Blanus bedriagai* BLGR. wie von *Blanus strauchii* BEDR. durch den gänzlichen Mangel an Präanalporen sowie durch die gedrungenere Gestalt (beim Exemplar von Sgharda nur 98 Rumpfwirtel und 18 Schwanzwirtel) differenten Art *Blanus aporus*. Diese damals in 10 Exemplaren von M. HOLTZ bei Mersina in Kleinasien gesammelte und bisher nur von dort bekannte Art kommt demnach auch in Syrien vor.

Von irgend einer der neuen *Lacerta Fraasii* näherstehenden Form war aber in der Literatur bis in die allerjüngste Zeit nichts bekannt; wenn wir nicht vielleicht folgende Worte BEDRIAGAS[2]) als einen Hinweis auf sie ansehen wollen:

„Was nun schließlich das Vorkommen dieser Art in Syrien und Palästina anbelangt, so liegt mir die Angabe P. LORTETS[3]) vor, aus welcher hervorgeht, daß sie in Saita, Sur (Tyr), St. Jean d'Acre, Safed und Hananne einheimisch

1) Ueber einige neue Reptilien und einen Frosch aus dem cilicischen Taurus. (Zool. Anz., Bd. 21, No. 555, 21. März 1898, p. 220.)

2) Beiträge zur Kenntnis der Lacertidenfamilie (Frankfurt 1886) auf p. 138. (Geogr. Verbreitung der *Lacerta agilis* WOLFF.)

3) Poissons et Reptiles du Lac de Tiberiade in Arch. Mus. d'hist. nat. Lyon, T. III, p. 187. (Lyon 1883.)

sein soll; nichtsdestoweniger halte ich diese Behauptung nicht für ganz stichhaltig, da ich kürzlich ein angeblich aus Syrien stammendes Exemplar einer „*agilis*“ beim Naturalienhändler Herrn SCHLÜTER in Halle acquiriert habe, welches allerdings einer Zauneidechse ähnelt, aber große Rückenschuppen aufweist und deshalb wohl eher einer anderen Form angehören dürfte.“

Was aus dieser in BEDRIAGAS Besitz gelangten *agilis*-ähnlichen Lacerta aus Syrien geworden ist, vermag ich leider nicht zu sagen; aus den Teilen seiner Sammlung, die bei deren Veräußerung Ende der neunziger Jahre in die Museen von Berlin und Dresden gelangt sind, ist sie mir jedenfalls nicht bekannt geworden.

Das vorliegende, von OSKAR FRAAS erbeutete Exemplar scheint demnach immer noch ein Unikum darzustellen. Es ist in relativ sehr gutem Erhaltungszustand, wie schon daraus hervorgeht, daß nicht nur das in verschiedenen zarten Abstufungen auftretende Braun der Körperfärbung, sondern sogar das lichte Kobaltblau der Temporalbandocellen klar hervortritt.

Ein Zufall brachte mich nun im Herbste 1909 in den Besitz einiger lebender Exemplare einer Lacerta-Form aus dem Kaukasus-Gebiet, die mir durch den ersten Vorsitzenden der Gesellschaft für biologische Aquarien- und Terrarienkunde „Isis“ zu München, Herrn KARL LANKES, vermittelt wurden.

Die Tiere — 1 ♂ und 3 ♀ — wurden im Sommer 1909 von einem ihm bekannten Herrn erbeutet am Mamisson-Paß (ossetische Heerstraße) — also nordwestlich von Tiflis — eine Stunde unter der Paßhöhe auf der Südseite in etwa 2800 m Seehöhe.

Trotz ihrer im allgemeinen „muralis“-artigen Erscheinung kamen sie mir doch recht eigenartig vor und brachten mich auf den Gedanken, ob nicht zwischen der Libanon-Lacerta und denen vom Kaukasus einige Beziehungen beständen. Irgendein Bindeglied aber fehlte mir doch noch, trotz mancher Anklänge. Und meine Bedenken wurden erst dann gelöst, als ich von Professor LUDWIG VON MÉHELY, dessen soeben (Neujahr 1910) erschienenes, ganz hervorragendes, grundlegendes Werk „Materialien zu einer Systematik und Phylogenie der muralisähnlichen Lacerten“[1]) erhielt, das sich mit den von ihm so genannten Archäolacerten eingehend befaßt und namentlich über die bisher nur sehr ungenügend charakterisierten Formen der *Lacerta saxicola*-Gruppe eine klare und befriedigende Uebersicht schafft.

1) Sonderabdruck aus dem 7. Bd. der „Annales Musei Nationalis Hungarici“, Budapest 1909 (pp. 409—621 und Tab. X—XXV).

Vor allem konnte ich an der Hand dieser außerordentlich dankenswerten Arbeit feststellen, daß meine vier Kaukasus-Lacerten der darin von MÉHELY ausführlich beschriebenen n. sp. *Lacerta caucasica* angehören.

In der allgemeinen Erscheinung und Größe, in Pholidose und Farbenkleid stimmen meine Exemplare sehr gut mit den von MÉHELY beschriebenen überein.

Ihre Maße in Millimetern sind die folgenden[1]):

	♂	♀	♀	♀
Totallänge	(140)	(120)	(72)	(102)
Kopfrumpflänge	54	57	56	58
Schwanzlänge	(86)	(63)	(16)	(44)
Schnauzenspitze bei Vorderbeinansatz	21	20	20	20
Kopflänge	13	11,5	12	12
Kopfbreite	9	8	8	8
Kopfhöhe	6	5	5	5
Pileusbreite	6,5	5,5	6	6
Vorderbeinlänge	18	18	18	17
Hinterbeinlänge	29	27	27	27

MÉHELY bezeichnet seine *Lacerta caucasica* geradezu als den „unmittelbaren Deszendenten von *Lacerta saxicola typica*" und belegt dies in sehr einleuchtender Weise durch Betonung der Einzelcharaktere, aus deren Vergleichung sich ergibt, „daß bei *Lacerta caucasica* die Tendenz vorherrscht, mit alleiniger Ausnahme der Tibialschuppen alle Formelemente des Schuppenkleides zu vergrößern und derber zu gestalten, was durch teilweises Verschmelzen der bei *Lacerta saxicola typica* vorhandenen Elemente zustande gebracht wurde". Er glaubt diese Wirkung hauptsächlich „der relativen Höhe des Standortes (Mleti, Kasbek, Lars, Pseashcho-Paß) respektive dem geringen Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre zuschreiben, somit dieses Verhalten als eine Anpassungserscheinung auffassen zu müssen, um so mehr, als die Stücke von dem tiefer gelegenen Mleti noch näher zu *Lacerta saxicola typica* stehen, als die vom Kasbek, Lars oder vom Pseashcho-Paß".

Im Anschluß an seine Ausführungen über *Lacerta caucasica* bringt MÉHELY nun eine genaue Beschreibung — die erste in deutscher Sprache, da die Originaldiagnose des Autors NIKOLSKY (1898) ebenso wie eine spätere Beschreibung desselben (1905) nur russisch erschienen ist — der interessanten *Lacerta Derjugini* NIKOLSKY, die er in gleich plausibler Weise als „unvermittelt aus *Lacerta caucasica* hervorgegangen" nachweist. „Die hier gegenübergestellten Unterschiede der beiden Arten zeigen ganz klar, daß *Lacerta Derjugini* nur einen phyletischen

1) Die Kopflänge messe ich von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand des Occipitalschildes; in Klammer gesetzte Maßzahlen besagen, daß diese wegen des regenerierten Schwanzes keinen Wert für die Proportion von Körper- zu Schwanzlänge haben.

Fortschritt von *Lacerta caucasica* darstellt, da die meisten Unterscheidungsmerkmale bereits bei *Lacerta caucasica* angelegt sind und bei *Lacerta Derjugini* bloß ein kräftigeres Gepräge erhalten haben (so die Kiele der Rücken- und Tibialschuppen, die Zähnelung des Halsbandes, das Zuspitzen der oberen Schwanzschuppen etc.) oder aber gewisse, bei *Lacerta caucasica* noch labile Eigenschaften in einer bestimmten Richtung fixiert worden sind (so das Aneinanderstoßen des Rostrale und Internasale, das Nichtzusammenstoßen des Parietale und Postoculare)."

Bei *Lacerta Frasii* scheinen mir nun die Verhältnisse so zu liegen, daß dieselbe einen hauptsächlich in der *Derjugini*-Richtung, teilweise aber doch auch in einer neuen, eigenen Richtung differenzierten Abkömmling von *Lacerta caucasica* (oder einer ihr nahestehenden Form) darstellt. Sie zeigt in manchen Charakteren (der Stellung und Form des Rostrale, Internasale und Frontale; den reduzierten Granula) entschiedene Hinweise auf *Lacerta caucasica*;

in anderen (allgemeine Kopfform; Form des Occipitalschildes; Beschilderung der Schläfengegend; deutliche Kehlfurche; Vergrößerung der Dorsalschuppen nach den Ventralplatten zu) ebenso starke Hinweise auf *Lacerta Derjugini*;

außerdem einige Mischcharaktere (vergröberte Halsbandzähnelung, zunehmende Vergrößerung der Rückenschuppen), die sie mit *Lacerta caucasica* wie mit *Lacerta Derjugini* verbinden, von *Lacerta saxicola typica* aber scheiden; wie auch solche, die sie mit *Lacerta saxicola typica* verbinden (Auftreten eines Scutum subnasale; Form des Anale und Bildung eines breiten Praeanale);

schließlich aber auch solche, die ihr einen eigenen, selbständigen Charakter verleihen: vor allem die konvexe Ausladung des Außenrandes der Parietalia, was sie von den — nach MÉHELY — an dieser Stelle stets mit einer konkaven Einziehung versehenen Archäolacerten überhaupt scheidet und dafür wieder mehr der *Lacerta praticola* EVERSMANN, aber auch der *Lacerta vivipara* JAQUIN und *Lacerta parva* BOULENGER nähert; die offenbar [1]) vorhandene Verknöcherung in der Lamina superciliaris (an Stelle der für die Archäolacerten — nach MÉHELY — charakteristischen häutigen Fontanelle), die ebenfalls auf die Neolacerten hinweist; und nicht zu vergessen die sehr eigenartigen Färbungs- und Zeichnungselemente.

---

1) Soweit dies durch vorsichtiges Betasten der Stelle von außen (mit einer Lanzettspitze, wie es mich Prof. v. MÉHELY selbst gelehrt hat) feststellbar ist; die genauere Schädeluntersuchung dürfte, sobald erst mehr Material von der neuen Form vorliegt, diesen äußeren Befund bestätigen.

Alles in allem will es mir scheinen, als ob wir hier eine Form vor uns haben, die bei ihren deutlichen Anklängen an Archäolacerten- wie an Neolacerten-Formen eine Art Brücke zwischen beiden darstellt. Irgendwo [1]) und irgendwann muß sich ja auch der Uebergang zwischen den beiden jetzt so scharf geschiedenen, aber doch jedenfalls stammverwandten Formengruppen vollzogen haben; denn daß sie sich phyletisch ganz fremd gegenüberstehen, will mir doch noch nicht vollständig nachgewiesen erscheinen. Was ich vor acht Jahren aussprach [2]), nämlich daß „die Stellung, die man einmal der Gruppe der *Lacerta vivipara* und *praticola* anweisen wird, noch ungewiß" sei, indem ich dazu bemerkte „*Lacerta Derjugini* NIKOLSKY dürfte hier anzufügen sein", das gilt wohl auch heute noch. Aber ein neues Glied in der bisher leider noch recht lückenhaften Kette wird durch die neue Lacerta vom Libanon doch wohl geboten und zugleich ein neuer deutlicher Hinweis auf das Ausstrahlen verschiedener Entwicklungsrichtungen aus den Kaukasusländern, deren engeres, zentrales, wie das ihnen peripher angrenzende Gebiet wohl noch zu manchem ungelösten stammesgeschichtlichen Rätsel des Lacerten-Verbandes Schlüssel und Erklärung birgt.

---

1) Material aus dem südöstlichen Kleinasien, wie aus dem nördlichsten Syrien kennen wir leider noch allzuwenig!

2) Zur Kenntnis der Gattung Lacerta und einer verkannten Form: *Lacerta ionica*. (Zool. Anz., Bd. 25, No. 666, 10. März 1902, p. 225—226.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 14.

Fig. 1, 2 (2 × vergr.) und 3 (1 1/2 × vergr.). *Lacerta Frasii* n. sp. ♀. Cedern bei Bscherreh (Libanon), 1900—2000 m. Mus. Stuttgart.

Fig. 4, 5 (2 × vergr.) und 6 (1 1/2 × vergr.). *Lacerta caucasica* MÉHELY ♀. Mamisson-Paß (Kaukasus), 2800 m. Slg. LEHRS.

Fig. 7 (1 1/2 × vergr.). *Lacerta praticola* EVERSMANN ♀. Černa-Tal bei Herkulesbad (S.-Ungarn). Slg. LEHRS.

Fig. 8 (1 1/2 × vergr.). *Lacerta saxicola* EVERSMANN ♀. Krim. Mus. München.

1



4





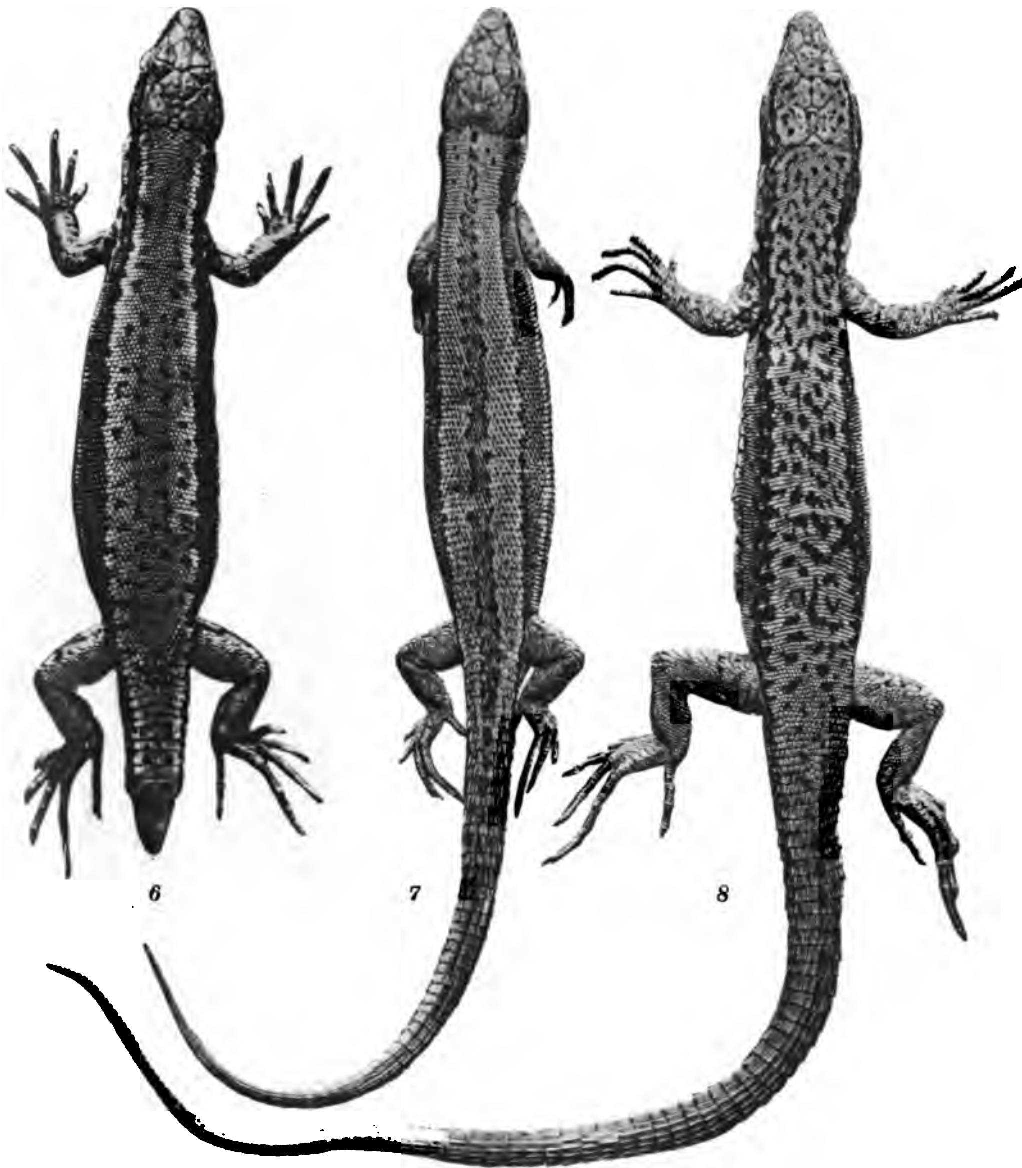
5



2



3



J. B. Obernetter, München, reprod.

...stav Fischer in Jena.

V.

Life History
of
Schlechtendalia chinensis Jacob Bell
(a Gall-producing Insect).

By

Prof. C. Sasaki Rigakuhakushi,
Tokyo, Japan.

With Plates 15 and 16.

This gall-producing insect is distributed in nearly all the prefectures of Japan, and also in the central and southern districts of the Chinese empire. The principal prefectures, where the insect occurs are:

Osaka	Yamanashi	Hiroshima
Hiyogo	Gifu	Yamaguchi
Nagasaki	Miyagi	Tokushima
Saitama	Iwate	Yehime
Gunba	Akita	Kochi
Ibaraki	Fukui	Tokyo
Nara	Tottori	Kumamoto.
Aichi	Shimane	
Shidzuoka	Okayama	

Besides the above mentioned prefectures, it occurs also in Okinawa and the island of Formosa.

As it is well known, the galls produced by the insect are esteemed as one of the commercial product of our country, and are also largely employed for dyeing, leathering and other purposes. The powders prepared from the dried galls were formerly employed by Japanese women for blackening their teeth for the purpose of ornament and for strengthening the teeth; but this custom has been discontinued since forty years.

The insect and galls have been already studied by many Japanese and European authors, but till now, its life history has not been cleared up.

The first author, who took the subject in hand was Mr. RANZAN ONO (1) — a celebrated Japanese naturalist. In one of his works, he says as follows: "The galls or gall nuts known as Mimibushi or Fushi, are the nests of certain insect, and are produced on Rhus semi-alata growing in the mountanous districts, but not in the plain. The galls are very irregular and variable in shape. They are hollow, and contain a large number of minute insects. The powder of the dried gall nuts are employed for blackening the teeth of women . . . . ."

In 1879, Mr. L. COURCHET (2) made the following statements with reference to the Chinese gall nuts:

"D'abord attribuée à une Hamamélidée, cette production a été reconnue par M. SCHENCK et par M. HANBURY comme appartenant à une Térébinthacée, le Rhus semi-alata, et le puceron qu' en occasione la naissance a été décrit par M. DOUBLEDAY sous le nom d'Aphis chinensis. La Rhus Japonica la fournirait aussi d'après FLUCKIGER."

In 1880, Prof. IWAWO ISHIKAWA (3), who made a first study on Tannin obtained from our gall nuts produced on Rhus semi-alata, found the percentage of the Tannin, as varying from 58,82 to 67,7 %.

Mr. JACOB BELL gave this gall insect the name of Aphis chinensis, but Mr. J. LICHTENSTEIN (4) after his discovery of the winged insect referred it to a new genus Schlechtendalia.

In 1883, the latter author (4) described the gall insect thus: "Die Glieder der Fühler selbst sind bei Pemphigus glatt, geringelt, gezähnt oder mit bald runden, bald ovalen Eindrücken geziert, während bei Schlechtendalia die Zeichnung höchst eigentümlich in einem unregelmäßig viereckigen Maschenwerke besteht.

Das Flügelgeäder ist dem des Pemphigus ähnlich: die zwei ersten Schrägadern direkt aus den Unterrändern entspringend, nahe beieinander, ohne vereinigt zu sein; die dritte Schrägader reicht nicht bis zur Unterrandader. Die Radialzelle ist beinahe geschlossen, und das Randmalstigma ist nicht stumpf oder scharf geschlossen wie bei Pemphigus, sondern begleitet den Rand der Flügel, sich sanft verschmälernd, beinahe bis zur Flügelspitze. Bis jetzt ist nur eine Art bekannt: Sch. chinensis JACOB BELL. Die Stammutter (Pseudogyna fundatrix) ist unbekannt, und verursacht auf den Blattstielen und Stengeln einer chinesischen Terebinthacea (Rhus semi-alata MURRAY) blasenartige Gallen von verschiedenen runden, ovalen oder stumpfgehörnten Formen, worin sie eine große Anzahl von Jungen gebärt. Auf die Stammutter folgt die zweite (wandernde?) Form (Pseudogyna migrans), deren Farbe nicht angegeben werden kann, da sie bloß in vertrockneten Zustande in England und Deutschland vorgekommen ist.

Geflügelt ist sie ungefähr 1 mm lang; die Flügel selbst sind 1,40 mm lang, das Geäder wie oben angegeben. Die Fühler zeigen fünf Glieder: erstes und zweites kurz und dick, das dritte am längsten (0,13 mm), das vierte 0,8 mm und das fünfte 1,12 mm lang. Diese Tiere enthalten zahlreich geschnäbelte Embryonen in ihrem Leibe, wie alle mir bekannten Pseudogynae migrantes in der Gattung Pemphigus. Alle anderen Formen sind unbekannt."

In 1884, Mr. C. HARTWICK (5) recognized the identity of the Japanese and Chinese galls: "..... da ich gleichzeitig in einigen japanischen Gallen geflügelte Insekten gefunden, war ich in den Stand gesetzt, beide vergleichen zu können,

und es stellte sich heraus, daß die Insekten beider Gallen durchaus identisch sind, daß auch die japanischen Gallen durch Schlechtendalia chinensis JACOB BELL erzeugt werden . . . . ."

In 1886, Mr. S. UYENO (6) stated the principal gall producing districts in China to be Szechwan, Hunan, Canton &c.

Prof. M. SHIRAI (7) mentioned in the Botanical Magazine two sorts of Japanese gall nuts, and figured them in various stages, as well as the winged and wingless females.

In 1908, Dr. G. OKAJIMA (8) described and figured the antennae of Schlechtendalia chinensis.

My studies on the subject were begun in 1894, and continued till 1904. During these years, I visited several provinces of our country, where the gall insects are said largely to be found in the attempt to collect specimens and to observe the metamorphosis of the insects as well as the formation of the gall nuts. Furthermore, my friend Prof. M. SHIRAI kindly furnished me with some specimens for investigation.

The Localities where the Gall producing Insect is common.

As I have already said before, the gall producing insect is widely distributed in our main island as well as Shikoku and Kiushiu, and produces the galls [1]) or gall nuts exclusively on the leaves of Rhus semi-alata MURR. var. Osbecki D.C.

The gall bearing trees are largely those growing in mountanous regions, or valleys facing south where the sun shines all day long. Those growing on the opposite side of the mountains or valleys produce less galls than those of the south or other side. And further the galls are more abundantly produced in our southern provinces, and less in the northern. This shows that the insect always prefers a warmer climate. It seems however that the insect dislikes wind, for the production of the galls is less in those localities which are exposed to strong wind, even though they be warm.

Formation of Galls.

The mother insect or so called Fundatrix, which was quite unknown, I had an opportunity to find out on the 27th May 1904 in the galls collected at Hidakagori, Wakayamaken.

This mother insect makes a very small gall on the wing leaves of the host plant (Rhus semi-alata MURR. var. Osbecki D.C.) in the last part of May. The

1) The galls are vulgarly called by Japanese simply Fushi, or Mimibushi, Gobaishi &c.

smallest galls which I have obtained are either roundish or nearly oval, varying 1—2 mm in diameter. The galls are formed almost always on the under surface of the wing of a common petiol of the leaf, while on its upper surface, they form blunt conical protuberances opening at the tip; but rarely they are formed on the lamina lying very close to the petiol (figs. 1, 2). The galls as well as their blunt conical protuberances are thick and compact so that they can not be easily crushed. The former are thickly covered with long dull yellowish hairs, whose basal portion is tinged faintly pink, while the latter bear short hairs (fig. 3).

The cavity of the galls is rather capacious, and contains a single mother insect. The blunt conical protuberance found on the upper surface of the wing of the common petiol, just opposite the gall, has walls much thicker than those of the gall itself. The protuberance has a fine canal passing through it and communicating with the cavity of the gall. This canal opens at the blunt end at an earlier stage, but later it is closed up. This opening is in fact the first entrance hole of the larva which develops into the mother insect. The inner walls of the gall are provided with a few short hairs, and those of the entrance canal are thickly beset with hairs so as to close it up.

Usually a single mother insect (Fundatrix) lies in each of the galls, and may reproduce parthenogenetically. In these galls are frequently found two exuviae showing the moults the mother insect has undergone up to this stage.

The mother insect: Length 0,612 mm., Breadth 0,396 mm. Body nearly oval and thick, dull greyish yellow, but macros copically deep grey, and covered sparsely with white powdery secretions. Head large and distinct, but the thorax is not clearly defined from the abdomen. Three simple eyes on each side of the head. They surround a deep black space, and are themselves surrounded by a light greenish broad ring. Antennae short and stout, light yellow, and four segmented. The three basal segments are nearly equal in size, but the 4th or terminal segment is larger, and the terminal portion reduced into a small cylindrical process, provided with small naked nipple bearing a few short hairs. Rostrum long and stout, and composed of three segments. The basal is twice as long as the distal one. The legs are subequal in size; but the third pair looks somewhat longer than the rest. Coxa short and broad, femur and tibia equally thick and subequal in length. Tarsus single, about two third as long as the tibia. It is provided with a pair of stout claws and two digitules (figs. 4, 4a, 4b).

The galls collected on the 27th June 1904, are larger in size than those collected on the 29th May of the same year. They are either roundish, oval or nearly heart shaped, while some are divided into two or three parts by one or two slight constrictions appearing on the surface, and are dull reddish brown or dull brownish green. The diameter of the largest one is about 4 mm. The walls

of the gall are more thickened and compact than in the previous stage. Each simple gall contains a single cavity, while the divided ones enclose 2—3 chambers corresponding to the number of the divisions. The mother insect, lying in each of the galls has now grown larger: length 0,934 mm., breadth 0,792 mm., and height 0,736 mm. The body is much thickened, dull greyish yellow, and covered sparsely with white floury secretions. Rostrum light brown with blackish end. Legs light brown, and provided with a few hairs. In other respects they are similar to the younger form.

The mother insect lays generally 17—18 youngs viviparously within the cavity of each gall, and they take nourishments from its walls.

The young (larva of the 1st stage) are oval and thick, light greenish yellow. Length 0,50 mm., breadth 0,30 mm., height 0,28 mm. Head is comparatively large and almost hemispherical. Three ocelli on each side of the head, enclosing a blackish space. Rostrum 3 segmented with blackish end, and reaches to the insertion of the hind legs. Antennae 4 segmented, and marked with irregular transverse wrinkles. The two basal segments short and the remaining two elongated, and nearly equal in length (fig. 5).

The galls (fig. 6) collected on the 21st July 1904 are much larger than those collected on the 27th June, and the free end is divided into 2—8 finger-like prolongations.

They are now pale greenish yellow, owing to the thick covering of short fine hairs tinged grey or light brown. Each finger-like prolongation is hollow, and its cavity communicates with the mother cavity lying at the base of the gall, which I shall call the basal cavity for convenience. The inner walls of all the cavities are always bare and smooth. In many cases, the prolongations of the gall look as if formed by a process of bifurcation. Each gall is very compact and its walls are about 1,5 mm. thick. In each of the finger-like prolongations are found 1—2 or sometimes more larvae.

The 18 or more larvae laid by the fundatrix have moulted and are now 0,59 mm. long and 0,36 mm. broad. The oval body is orange yellow with lighter colored head. Antennae 5 jointed, the basal four segments short, and the terminal or 5th segment is more than twice as long as one of the remaining segments. The tip of the antennae is bluntly pointed, and just beyond the tip lies an oval disc, probably olefactory in function. Three simple eyes on each side of the head, deep crimson red, and each surrounded by a broad blackish ring. Legs are nearly equal in size and end with 2 claws (fig. 7).

In a more advanced stage of the same larvae, the body is 0,90 mm. long and 0,56 mm. broad and colored orange yellow. The abdomen is much swollen

and contain many embryos, which can be seen through the skin. These will become wingless viviparous females (fig. 8).

Usually one or two of the females remain in each of the finger-like prolongations; but rarely more. Each of these females lays in turn viviparously a certain number (about 18) of young, so that later each prolongation contains one or two females together with numerous larvae laid by them.

These larvae (1st stage) are on an average 0,50 mm. long and 0,30 mm. broad. Body oval, somewhat depressed, light greenish yellow with an orange colored abdomen. Antennae 4 jointed, the basal two segments short and broad, and nearly equal in size; the 3rd and 4th elongated-each longer than the two basal combined. The 4th or terminal one has a bluntly pointed end bearing a few stiff hairs. On a small inclined space lying just beyond the tip of the antennae, there lies an oval tubercle. Three simple eyes on each side of the head, deep crimson red-each surrounded by a broad blackish ring. Rostrum extends as far as the base of the 3rd pair of legs (fig. 9).

The larva after one molt becomes again a viviparous female (figs. 10, 10 a).

Viviparous female: Length 1,17 mm., breadth 0,864 mm. Body nearly oval and swollen. Color varies from light greenish yellow to light greyish yellow. Antennae 5 jointed, the basal two segments short, the 3rd and 4th each somewhat longer than one of the basals, the 5th twice a long as the 4th. The end of the 5th segment is abruptly pointed and provided with a few stiff hairs. On each side of the head, there lie three simple eyes on a bluish green patch, each eye deep crimson red, and surrounded by a blackish ring. Rostrum thick and stout, with a blackish tip, and extends posteriorly beyond the insertion of the 2nd pair of legs. Legs are of moderate size, but the hind legs are more or less longer than the other two pairs. The body is now covered all over with nearly club-shaped white secretions of waxy nature, and contains a certain number of developed embryos, whose eyes alone are seen through the skin.

These females lay also viviparously a certain number of larvae.

On the 22nd August 1905, some galles were collected, which are of various sizes and shapes. In two smaller galls (figs. 11, 11 a), one is provided with four roundish protuberances, and contained 19 females (of the 2nd viviparous form), and the other with three similar protuberances, and the outer surface is divided into two parts by a faintly marked longitudinal line. One of these parts contained 9 females and 53 larvae, and the other, 12 females and 73 larvae. In the larger gall, one branch gall contained 17 females and 153 larvae, while in another there were 47 females (of the 2nd and 3rd forms) and 332 larvae.

The galls are rather soft, but more or less elastic. They are colored pale greenish yellow, but the portion exposed to the sun is reddish in color. Their

surface is very smooth and velvet like, owing to the thick covering of fine short hairs; while their inner surface is pale green and bare. The thickness of the galls is nearly even, and about 1,5 mm. thick. When cut, the galls produce some sticky watery secretions. Both the simple and divided galls always have a common narrow base.

In the first part of October, the galls mostly grow larger than before, and are lively deep green in color (fig. 12). They are now subdivided into several galls, whose surface bear numerous roundish protuberances or warts. Some portion of the surface of the galls are decorated with dull reddish brown markings or dots of variable size. In each branch of the galls, there are only some viviparous females of the 3rd form together with numerous larvae laid by them.

Larvae.

1st stage: Length 0,53 mm. breadth 0,25 mm. Body elongated oval, flattened, light orange yellow. 3 ocelli on each side of head, crimson red, and each surrounded by a blackish broad ring; antennae 4 segmented, 2 basal short, 2 distal elongated; rostrum long with pointed blackish end. All the legs large and stout, tarsi 2 and claws 2. Secretory areas lying on the dorsal surface are oval or roundish. A single pair lies on the head, and also on each pro-, meso- and meta-thorax, and three pairs on each abdominal segment (fig. 13). 2nd stage: Length 0,63 mm., breadth 0,38 mm. Body much broader than in the previous stage, light orange in color. Ventrally it is flattened, but dorsally swollen. Antennae is now 5 segmented, the basal 2 and the 4th segments are short while the 3rd and 5th are elongated and the latter pointed. The 3rd is nearly twice and the 5th nearly thrice as long as the 4th. Three simple eyes on each side of the head are crimson red, and each surrounded by a broad blackish ring as usual. At the front of each group of simple eyes are seen through the skin some wedge-shaped short reddish streaks, which are the beginning of the formation of the compound eyes of the winged insect. Rostrum 3 jointed and extends as far as the insertion of the 3rd pair of legs. Legs are all nearly equal in size, comparatively stout. Tarsi 2, the 1st is much reduced in size. Secretory areas: 2 pairs on the pro- and meso-thorax, and three on the meta-thorax. On each abdominal segment, 3 pairs arranged in a transverse row, and a single pair on the 7th (fig. 14).

At the beginning of November, the larva measures 1.49 mm. in length and 0,81 mm. in breadth. The rudiments of the compound eyes lying beneath the skin become larger, and assume an oval shape, while the 2 groups of simple eyes occupy still the position below the compound eyes. Three new simple eyes have made their appearance beneath the skin of the head. Rudiments of wings

appear. Secretory areas give out white waxy filaments. Further, when the larva has grown to 1,80 mm. in length and 0,81 mm. in breadth, the body is more elongated than before, and colored light orange yellow, while the abdomen appears with greenish markings owing to the coloration of the developed embryos within it (fig. 15). The compound and simple eyes lying beneath the skin of the head, are blackish and dull brownish black respectively. Antennae, rostrum, legs and wing sheaths are all light greenish yellow. The rostrum with a blackish-end, extends as far as midway between the 1st and 2nd pairs of wings. Abdomen is now more extended owing to the presence of developed embryos, whose eyes are distinctly seen from the outside as small blackish spots. Secretory areas are more or less elongated and give out white waxy filaments or dusts which cover the body. When the larva has attained this stage, the galls containing them become greenish yellow, with pale reddish purple patches or markings, and are of more or less hard and compact consistency. At this stage which is reached between the beginning of October and November, the blunt protuberances or warts commence to open, and the mature larvae inside successively complete their metamorphosis, and fly out through the openings. These protuberances or warts usually open in the shape of a cross or Y, so that all the openings are provided with 3—4 nearly triangular lips (fig. 16). The empty galls now become pale greenish yellow in colar, and become harder and more or less brittle so as to be broken by a slight pressure.

The winged insect are all females, and no males have been met with.

Females: Length 1,8 mm., expansion of wings 5,7 mm. (fig. 17). Body long and cylindrical, head greyish green, comparatively large in size, and nearly as broad as the thorax. Pro-thorax greenish orange, shorter than the head, but as broad as the latter. Meso-thorax dark greyish brown, well developed and swollen, wider than the pro-thorax. Meta-thorax light greenish yellow. Pro- and Meso-sternum light greenish brown, meta-sternum black. Abdomen 9 segmented, nearly spindle-shaped, light greenish yellow, but it looks greyish green owing to the color of the contained embryos.

Antennae 5 jointed, the basal two segments short and stout, the 3rd and 5th much elongated, and nearly equal in length; but the 4th about one half as long as the 3rd (fig. 17 a). The 3rd to 5th segments are marked with a certain number of either complete or incomplete broad raised rings. The rings on the 3rd segment are about 14; on the 4th 6—7; and on the 5th, 10—11. Compound eyes comparatively large and black, and each with a supplementary eye. Simple eyes three, light crimson red, and each surrounded by a broad blackish brown ring. Rostrum three jointed and extends as far midway the insertion of the fore and middle legs. Wings transparent, but covered thickly all over with fine short hairs,

and show a pearly iridescence. Nervures light greyish brown. Pterostigma greyish green, and covered thickly with small scale like markings. Hooks on the front margin of the hind wings two. The arrangement of nervures exactly corresponding to the description given by J. LICHTENSTEIN (4). At rest, the wings are folded on the body like a roof. Legs light greyish brown, covered with short fine hairs. The hind legs are somewhat longer than the other two pairs. Tarsi 2, the 1st much reduced in size. Claws 2. The thorax and abdomen are usually covered with long white waxy filaments, which can be easily reduced to white powder. These filaments are secreted from the secretory warts lying on thorax and abdomen. These warts are either roundish or oval; but most of them are of the latter shape. The warts lying on the thorax and abdomen are as follows:

Regions of the body.		Nos. of warts.
Thorax ...	Pro-thorax	2 pairs (oval)
	Meso-thorax	2 „ (roundish)
	Meta-thorax	2 „ (oval), the lower pair is much larger than the upper
Abdomen ...	Each of 1st to 6th abdominal segments	2 pairs (oval)

The winged insect lays usually 9—17 eggs on an average. The egg shells are very thin and delicate, so that the developed embryo within the shell can be distinctly seen from the outside. It therefore appears that the young are laid viviparously; but they are still enclosed in the shell when newly laid, but soon hatch out.

Larva: Length 0,42 mm. breadth 0,13 mm. (fig. 18). Body oblong oval, more or less depressed, greyish clay yellow with scattered large greenish patches on the body. Head comparatively large, and nearly hemispherical. Antennae (fig. 18 a) rather long and stout, four jointed, greyish clay yellow. The basal two segments are short, and bear a few short stiff hairs, while the 3rd and 4th segments are elongated, and provided with several rings of short fine hairs. The end of the 4th segment is pointed and provided with a few stiff hairs. Just beyond the distal end of each segment of antennae, there lies an oval sensorium. Ocelli dark reddish brown, three on each side of the head. Each three located on a nearly triangular blackish marking, which is surrounded by a greenish ring. Rostrum long and stout, three jointed, the terminal longer and pointed. It extends beyond the insertion of the hind legs. The thoracal segments are rather broader than the head, and as broad as the abdomen. The latter is gradually narrowed towards its free end. Legs comparatively long and stout. Coxa short and broad, femur long, tibia two third as long as the femur, tarsus nearly spindle shaped, with a single claw having a small accessory claw. Two digitules are present near the

base of the claw. The body is covered with white cottony filaments secreted from the warts arranged in four longitudinal rows on its dorsal surface. The warts are either oval or roundish, and are distinguished by the pale color. Each wart has 3—4 nearly roundish markings provided each with a single secretory pore.

The number and position of the warts are as follows:

Regions of body		Nos. of warts.
Head		1 pair
Thorax . . .	Pro-thorax	1 „
	Meso-thorax	2 pairs
	Meta-thorax	2 „
Abdomen . . .	On each of the anterior 6 segments	2 „

Habitat and Reproduction of winged Insects.

If we keep the winged insects in a large insect box walled with a sort of linen, in which the host tree is placed, they, after flying about for some time, descend and lay eggs on the ground; but they never do so on the trunks or branches. The laid eggs readily hatch out and the young larvae appear. These larvae swarm around the foot of the trunk, but do not crawl up, and they all die 2—3 weeks after hatching.

This however is probably due to the artificial condition, in which they were placed, and I am inclined to think that the larvae in nature will pass the winter by concealing themselves in crevices or cracks on the trunks or branches or under the fallen leaves lying near the trunks or by resting on the root lying just below the ground.

In May of the following year, the larvae remaining dormant during the winter months will wake up and commence to form a gall on the leaves of the host plant.

As each of them is imprisoned in a newly formed gall, it will soon begin to take up nourishments from the inside of the gall, and after moulting twice, it will develop into a wingless mother insect (Fundatrix), which produces large numbers of progeny, by which galls of variable forms are produced.

Literature.

1. ONO, RANZAN, Honzo Komoku Keimo, Vol. 35, 1802. (Japanese.)
2. COURCHET, L., Etudes sur les Galles produites par les Aphidiens, 1879, p. 45.
3. ISHIKAWA, IWAWO, Materials containing Tannin used in Japan. Chem. News., Vol. 42, 1880, p. 277.
4. LICHTENSTEIN, J., Ein neues Aphidien-Genus. Stettiner Entom. Zeit., Jahrg. 44, 1883, No. 4—6, p. 240—243.
5. HARTWICH, C., Ueber die Japanischen Gallen. Arch. d. Pharmacie, Jahrg. 63, Bd. 212, 1884, p. 904.
6. UYENO, S., Sina Boyeki Bussan Jiten, 1886, p. 91. (Japanese.)
7. SHIRAI, M., Galls of Rhus semi-alata var. Osbeckii. Botanical Magazine, Tokyo, 1895, No. 95, p. 1—6.
8. OKAJIMA, G., Contribution to the Study of Japanese Aphididae. I. On the Structure of the Antennae of Aphididae. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. 8, 1908, No. 1.

Explanation of figures.

Plates 15 and 16.

Fig. 1. Leaf of Rhus semi-alata MURR. var. Osbecki D.C. bearing young galls on the wing of the common petiol $^1/_1$.

Fig. 2. Young gall $^{10}/_1$. a. Section of the wing of the common petiol. $^6/_1$.

Fig. 3. Section of a young gall $^6/_1$.

Fig. 4. Mother insect. Lateral view. ZEISS B/I.

Fig. 4 a. Mother insect. Ventral view. ZEISS B/I.

Fig. 4 b. Antenna of ditto. ZEISS D/I.

Fig. 5. Young larva laid by the mother insect. ZEISS A/I.

Fig. 6. Galls collected on 21. VII. 1904. Nat. size.

Fig. 7. Larva of the 2nd stage. ZEISS B/I.

Fig. 8. Advanced stage of ditto. ZEISS A/I.

Fig. 9. Larva of the 1st stage. ZEISS B/I.

Fig. 10. Viviparous female. Dorsal view. ZEISS A/I.

Fig. 10 a. Ditto. Ventral view. ZEISS A/I.

Fig. 11. Gall collected on 22. VIII. 1905. Nat. size.

Fig. 11 a. Ditto. Nat. size.
Fig. 12. Gall collected in October. Nat. size.
Fig. 13. Larva of the 1st stage laid by wingless viviparous female. ZEISS B/I.
Fig. 14. Larve of the 2nd stage laid by wingless viviparous female. ZEISS B/I.
Fig. 15. Mature larva. ZEISS A/I.
Fig. 16. Gall with openings. Nat. sitze.
Fig. 17. Winged viviparous female. ZEISS aa/I.
Fig. 17 a. Antenna of ditto. ZEISS D/I.
Fig. 18. Larva laid by ditto. ZEISS B/I.
Fig. 18 a. Antenna of the larva. ZEISS D/I.

Fig 17

Fig 11a

Fig 15

Fig 14

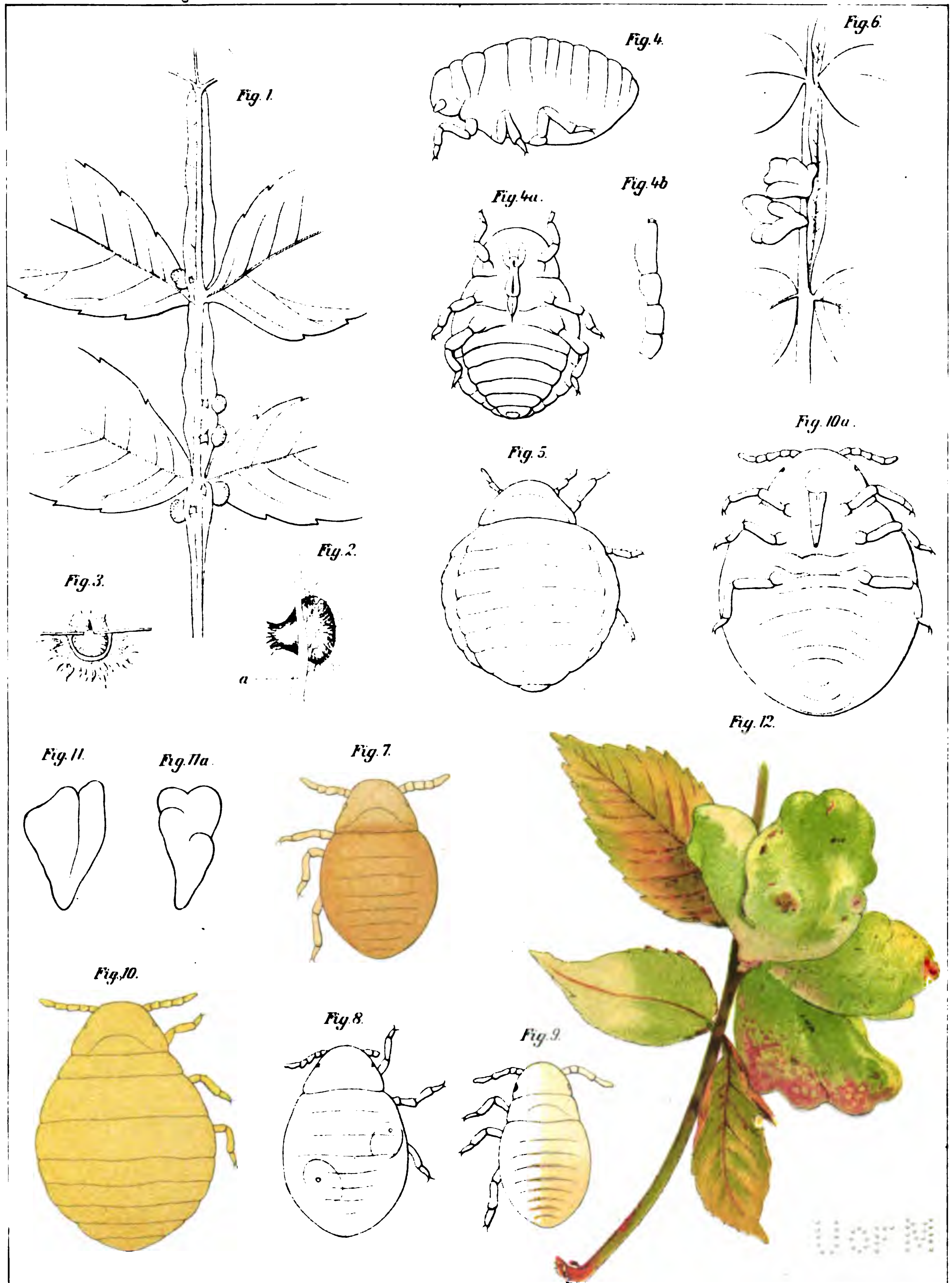
Fig 18a

Fig 16

Fig 13

Fig 18

Verlag … Gustav Fischer



Sasaki del. E. Laue Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

VI.

Das Nervensystem
von
Ascaris lumbricoides und megalocephala.

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen.

III. Teil.

Von

Prof. Dr. Richard Goldschmidt,
München.

Mit Tafel 17—23 und 29 Textfiguren.

Inhalt.

Seite

1. Die Glia 255
   a) Die Hauptmasse der Glia 255
   b) Die Gliahüllen der großen Nervenstämme 257
   c) Die gliösen Stützelemente der Sinnesorgane 258
   d) Die spezifische Gliahülle der Ganglienzelle 258
2. Die Nervenfasern 262
   a) Das Plasma 262
   b) Die Neurofibrillen 264
3. Die Ganglienzellen 266
   a) Das Protoplasma 267
      α) Die Plasmastruktur 267
      β) Die Tigroidsubstanz 271
      γ) Andere Plasmaeinschlüsse 279
   b) Der Kern 281
   c) Die Neurofibrillen 282
      α) Technik 282
      β) Die Zellen vom Zentralkapseltypus 285
      γ) Die Zellen vom Typus der durchlaufenden Fibrillen 292
      δ) Die großen radiär gestreiften Zellen 293
4. Die Muskelinnervation 298
5. Kleine Zusätze und Nachträge zur Gesamtuntersuchnng 303
   a) Variationen 304
   b) Die Verbindung mit dem Sympathicus 305
   c) Geschlechtsdifferenzen im Nervensystem 306
6. Allgemeiner Teil: Sind die Neurofibrillen das leitende Element des Nervensystems? 307
7. Anhang: Zur Kritik der DOGIEL-DEINEKAschen Untersuchungen über das Ascaris-Nervensystem 330

Die folgende Abhandlung stellt den dritten und Schlußteil meiner Untersuchungen über das Ascarisnervensystem dar. Nachdem in den ersten Teilen die Topographie, mikroskopische Anatomie und Faserverlauf geschildert war, soll hier der feinere Bau der das Nervensystem zusammensetzenden Zellen und Fasern nebst den damit zusammenhängenden Problemen behandelt werden. Bei den engen Beziehungen, die, wie sich zeigen wird, die Stützsubstanzen des Nervensystems zu seinen Komponenten eingehen, ist zuvor ein Kapitel über die Neuroglia einzuschieben. Schließlich bedarf auch die Muskelinnervation einer besonderen Beschreibung, da sie in engster Beziehung zu dem Neurofibrillenproblem steht, das in dieser Arbeit besonders behandelt werden soll.

1. Die Glia.

Wir behalten für die Stützsubstanzen des Nervensystems den gebräuchlichen Namen Glia bei, indem wir ihn in allgemeinster Form für alle Hüll- und Stützgebilde des Nervensystems anwenden und nicht nur, wie oft geschieht, für die Faserglia. Bisher ist über dieses Gewebe bei *Ascaris* so gut wie nichts bekannt, denn die wenigen Angaben von ROHDE (1892) verquicken zu sehr Falsches und Wahres. Man muß nun bei dieser Glia von vornherein vier verschiedene Bestandteile unterscheiden: 1) größere Gewebsmassen, welche die Zentralorgane umscheiden und miteinander verbinden; 2) die Gliahüllen der großen Nervenstämme; 3) die gliösen Bestandteile der Sinnesorgane und 4) die besonders interessanten spezifischen Hüllen der Ganglienzellen.

a) Die Hauptmasse der Glia.

Bei Betrachtung der Ascarisglia muß man sich völlig von den gewohnten Vorstellungen über die Zusammensetzung jenes Gewebes freimachen. Wie in der gesamten Nematodenhistologie Verhältnisse auftreten, die von allem Gewohnten abweichen, so wird man auch für die Glia vergeblich nach dem bekannten histo-

logischen Charakter dieses Hüllgewebes suchen. Vielmehr zeigt die Glia im wesentlichen jenen merkwürdigen Bau, den ich vom Bindegewebe beschrieben habe, das ich seiner absonderlichen Beschaffenheit wegen mit dem Namen Isolationsgewebe belegte (GOLDSCHMIDT 1906).

Ihre mächtigste Entwicklung dient der Umhüllung des Schlundringes. Betrachten wir diesen in einem Flächenpräparat (Fig. 7), so sehen wir an seinem Vorderende eine Gewebsmasse, die etwa $2^1/_2$ mal so breit ist wie der Ring selbst. Sie scheint aus lauter parallelen Faserzügen zu bestehen, die nahe beim Ring zarter und dichter geordnet erscheinen als weiter von ihm entfernt. Nahe dem Vorderrande der Gewebsmasse findet man streckenweise Kerne vor. Sie liegen breiteren plasmatischen Zügen eingelagert und finden sich meist in kleinen Nestern von 3, 4 Kernen. Vergleichen wir dies Bild nun mit einem Längsschnitt durch das Vorderende, der also den Schlundring quer trifft, so erkennen wir sogleich (Fig. 2), daß die parallelen Fasern des Totalpräparates die optischen Schnitte von Lamellensystemen waren, die konzentrisch wie Zwiebelschalen angeordnet sind. Ich habe früher bei Schilderung der ganz ähnlichen Struktur des Isoliergewebes der Muskeln die Bezeichnung spinnwebeartig gebraucht, die mir das Schnittbild, das in der Abbildung lange nicht so schön herauskommt wie im Präparat, gut wiederzugeben scheint. Der Schnitt zeigt uns auch, daß das Lamellensystem den Ring von vorn und von der Seite einhüllt, und daß es an seinem Rande undeutlich in das Gewebe der Seitenlinie, durch die dieser Schnitt gelegt ist, übergeht. Dies darf nicht weiter verwundern, da in sehr vielen Geweben der erwachsenen Ascaris die Zellgrenzen verschwinden und einem Syncytium Platz machen. Wir sehen weiterhin im Schnitt die dichtere Beschaffenheit des Gewebes um den Ring, die mehr lockere da, wo ihm der Kern eingelagert ist. Ferner sehen wir, daß die Lamellen nicht wie die konzentrischen Zwiebelschalen völlig unabhängig voneinander verlaufen, sondern daß sie unregelmäßig miteinander verbunden sind, so daß das Ganze ein in bestimmter Richtung angeordnetes Schaumwerk darstellt. Hier und da sind den Lamellen feine, stark färbbare Kügelchen eingelagert, wie sie sich im Gewebe von Ascaris fast überall finden und auch feine Fibrillenbildungen kommen vor. Von der Scheide des Nervenringes, die im Schnitt immer als eine stark färbbare Membran erscheint, ist dies gliöse Gewebe vollständig unabhängig.

Von dem eigentlichen plasmatischen Zellkörper ist bei dieser Gliaform nicht viel erhalten und das gilt auch für die Glia, die in der Seitenlinie die verschiedenen Lateralganglien umhüllt. Es wurde im I. Teil schon ausgeführt, daß die Trennung der verschiedenen Lateralganglien mehr auf der Kenntnis ihrer Zusammensetzung als auf wirklich räumlicher Sonderung beruht. Sie liegen alle so in die Seitenlinie eingebettet, daß sie einen gemeinsamen Raum einnehmen, der von dem

Seitenliniengewebe scharf getrennt ist. Dieser ganze Raum wird von Gliamassen ausgefüllt, die im Prinzip ebenso strukturiert sind wie die eben geschilderte, nur daß sie meist mehr locker gefügt ist. Sind die Ganglien größere Strecken voneinander entfernt, so kann die Glia in so charakteristischer Weise sie verbinden, wie es in Fig. 1 zwischen dem G. cephal. ext. lat. med. und dem G. nervi pap. lat. maj. zu sehen ist. Die Glialamellen schließen zu einem kräftigen faserigen Bündel (*gl*) zusammen, das zwischen dem Seitenliniengewebe hindurchzieht, um dann im anderen Ganglion wieder auszustrahlen.

b) Die Gliahüllen der großen Nervenstämme.

Wie die Zentralorgane, so sind auch die peripheren Nerven von gliösen Scheiden umhüllt, die ebenso auf einige wenige Gliazellen zurückzuführen sind, deren Leib sich in das charakteristische Lamellensystem auffasert. Bei diesen Gliazellen ist aber meist noch ein Teil des nicht in Lamellen aufgefaserten Plasmaleibes erhalten. Er ist mit feinen Körnchen und Vakuolen erfüllt, enthält auch Fibrillenbildungen. Als Beispiel diene Fig. 6; sie zeigt den Querschnitt eines sublateralen Sinnesnervenbündels mit seinen 7 Nervenfasern (eine in der Höhe der Zelle 55 getroffen) und einer Stützfaser. Das Ganze ist umgeben von einer lockeren Gliamasse, die peripher in den Leib der Gliazelle übergeht. Auch innerhalb des großen Rücken- und Bauchnerven finden sich in großen Distanzen solche Zellen vor; Fig. 4 zeigt eine solche, im Schnitt sternförmig erscheinend, im Querschnitt des Rückennerven unweit vom Nervenring. Die einzelnen Fasern zeigen in diesem Bild keine besondere Gliascheide. Sie liegen meist auch so eng miteinander verpackt, daß die Scheide auf eine dünne Lamelle reduziert ist. Nur bei manchen Fasern kann sie eine gewisse Dicke erreichen; das ist besonders charakteristisch für die dicke Nervenfaser, die die Zelle 47 in den Dorsalnerven hineinsendet. Fig. 11 zeigt einen Längsschnitt dieser Faser mit ihrer dicken parallelfaserigen Gliahülle. Wenn in einem großen Nervenstamme, wie etwa dem Bauchnerven, die Gliascheide der einzelnen Fasern nur eine minutiöse Lamelle ist, so kann sie, wenn die Fasern durch die Konservierung sich ein wenig voneinander entfernt haben, zu feinen Fäserchen ausgezogen werden, die sich zwischen den Nervenfasern ausspannen und so ein ähnliches Bild liefern, wie etwa das GOLGI-Netz der Wirbeltiere, wie der Längsschnitt vom Bauchnerven, Fig. 8, zeigt.

Auch der Schlundring, die Hauptansammlung von Nervenfasern, besitzt seine Glia, und zwar ist sie zweierlei Herkunft. Ein Teil stammt von außen, nämlich von zwei Gliazellen, die jederseits in der Seitenlinie sich da finden, wo der Fortsatz der Ganglienzelle 24 in den Ring eintritt. Von jenen Zellen strahlt eine faserige Masse durch die Lücke in der Ringscheide in den Ring hinein und

umgibt hier dessen Fasern. Außerdem besitzt der Ring aber auch seine eigenen Gliazellen, und zwar deren fünf. Je eine liegt lateral, eine dorsal (s. Textfig. 1 zum II. Teil dieser Untersuchung) und zwei ventral in der Region des Bauchganglions. Ihre Lage innerhalb des Ringes zeigt die Abbildung einer lateralen Zelle in Fig. 3, die quer durch den Querschnitt des Nervenringes ausgespannt ist.

c) Die gliösen Stützelemente der Sinnesorgane.

Diesen dritten Bestandteil der Glia brauche ich hier nicht mehr zu besprechen, da ich ihn bereits in einer früheren Arbeit ausführlich behandelt habe (GOLDSCHMIDT, 1903). Ich weise nur darauf hin, daß sich auch bei diesen Zellen, wie z. B. der Stützzelle des Lateralsinnesorgans der Unterlippe, die charakteristische lamellöse Umbildung der peripheren Zellteile findet.

d) Die spezifische Gliahülle der Ganglienzelle.

Außer der zu allen Nerven und Ganglien gehörigen allgemeinen Glia gibt es aber noch eine besondere, wie sie bei allen Wirbellosen und wohl auch den Wirbeltieren vorkommt, die dazu bestimmt ist, spezifische Umhüllungen für die einzelnen Ganglienzellen zu liefern. Sie erfordert gerade hier bei Ascaris unser ganz besonderes Interesse, da sie zu überaus merkwürdiger und wohl einzig dastehender Ausbildung gelangt und Verhältnisse von größter theoretischer Bedeutung aufweist. Die Komplikation betrifft allerdings nur bestimmte Ganglienzellen. Die meisten, vor allem alle kleinen Zellen, sind von einer einfachen Gliahülle umgeben, die aus konzentrisch geschichteten Lamellen besteht, die nach außen scharf kapselartig gegen die Umgebung abgesetzt sind, wie es Fig. 15 von Zelle 46 zeigt. Untersuchen wir aber z. B. die großen unipolaren Zellen des Bauchganglions, so fällt uns schon im Totalpräparat auf, daß eine jede von einer weiten Kapsel umgeben ist, die scharf begrenzt erscheint und dicht an die der nächsten Zelle anschließt (Fig. 9). Oft scheinen die Zellen durch feine Ausläufer mit der Kapselwand zusammenzuhängen, so daß sie einen multipolaren Eindruck machen. Es ist dies aber nur eine Schrumpfungserscheinung, der keine weitere Bedeutung zukommt, auf die aber energisch hingewiesen werden muß, da sie leicht mit dem Gegenstand nicht genügend vertrauten Autoren Anlaß zu irrtümlicher Beschreibung multipolarer Zellen geben kann und auch gegeben hat.

Da vermutlich derartige Irrtümer noch oft in der Literatur auftauchen werden, sei darauf verwiesen, daß bereits APÁTHY für die Hirudineen genau die gleiche Vermutung ausgesprochen hat. Er schreibt: „Mit dieser Alveolarzone beginnt der eigentliche Zelleib, da die schon früher eingehend besprochene äußere

und innere Gliazone sich sekundär ihm anlegen. Bei etwas stärker geschrumpften Ganglienzellen, deren Vorkommen bei Paraffineinbettung bloß durch die größte Vorsicht, bei Celloidineinbettung dagegen leicht zu vermeiden ist, scheint diese Zone einen pericellulären Hohlraum innerhalb der Gliahülle zu bilden, welcher von radiären Fortsätzen des Zelleibes nach allen Richtungen durchsetzt ist. Besonders von *Aulastoma* kann ja ein Fortsatz der inneren Gliazone die Achse dieser bei der Kontraktion des Zellkörpers mit der Gliazone in Verbindung bleibenden Somatoplasmateile einnehmen. Falls die färberische Differenzierung des mikroskopischen Bildes ungenügend ist, kann es dabei so aussehen, als ob der Zellkörper, welcher aus einem Spongioplasmageflecht bestände, in Form der Fortsätze unmittelbar in das die Ganglienzelle umgebende Gliageflecht überginge."

Studieren wir aber solche Zellen auf Schnitten, so fällt sofort auf, daß sie sich durch eine feine radiäre Streifung auszeichnen. Diese war auch schon früheren Autoren bekannt, ohne daß sie ihre Ursache nachweisen konnten.

LEUCKART (1876) war der erste, dem die merkwürdige radiäre Streifung jener Zelle auffiel, ohne daß er weiter ihrer Bedeutung nachforschte. Genauer untersuchte sie erst ROHDE (1885). Er gibt an, daß die Streifung von der Nervenfaser auf die Ganglienzelle übertrete. In gewissen Präparaten zerfiel die Ganglienzelle in radiäre Fibrillen, in anderen sah man die Fibrillen über die Zelle hinaustreten und sich in den Längslinien verlieren. HESSE (1892) nimmt an, daß die ROHDEschen Bilder auf Schrumpfung beruhen. Die radiäre Streifung entsteht nach ihm durch chromatophile Elemente, die in radiären Linien innerhalb des Protoplasmas angeordnet sind.

Ich selbst habe den Bau der Zellen in einer kurzen Mitteilung bereits früher klargestellt (GOLDSCHMIDT 1904a) und will nun näher auf die Organisation dieser radiär gestreiften Ganglienzellen eingehen. Wir wollen sie von jetzt ab als rhabdot bezeichnen. Untersuchen wir das Zentralnervensystem auf ihr Vorkommen, so finden wir leicht, daß sie in drei verschiedenen Typen vorhanden sind. Der eine zeichnet sich dadurch aus, daß die Radiärstreifung sich auf die ganze Peripherie der unipolaren Zelle erstreckt, mit Ausnahme der Ursprungsstelle des Achsenzylinderfortsatzes. Zu diesem perirhabdoten Typus gehören die Zellen 7—12, 16 des G. cephal. ventr., 23, 24 des G. cephal. lat. int., 30 des G. cephal. lat. int. post., 19, 20 des G. cephal. dors., 37 des G. cephal. lat. ext. med., also alle die großen unipolaren Zellen des Zentralorganes. Bei einem anderen Typus, der im Zentralnervensystem nur durch die Zelle 36 des G. cephal. lat. ext. ant., die Zellen 38, 39, des G. cephal. ext. lat. med. und die Zellen 84 und 89 des G. ventr. I. vertreten ist, ist die bipolare Zelle nur in einer gürtelförmigen Zone radiär gestreift, die dadurch bestimmt ist, daß der Ursprung der beiden Nerven-

fortsätze von der Streifung freibleibt. Wir nennen sie deshalb zonorhabdote Zellen. Der dritte Typus endlich, der der telorhabdoten Zellen, ist dadurch charakterisiert, daß die Streifung sich nur an einem Ende der Zelle findet, das beutelartig verlängert ist. Hierher gehören die Zellen 40 des Ganglion cephal. lat. ext. med. und Zelle 25 des G. cephal. lat. int.

Untersuchen wir diese Zellen nun auf gut erhaltenen Schnitten, so erkennen wir, daß die Radiärstreifung auf dem Eindringen gliöser Fäden in den Zelleib beruht. Gut erhaltene Präparate muß besonders betont werden, weil die betreffenden Strukturen ganz außerordentlich gebrechlich sind und meist zerrissen oder geschrumpft angetroffen werden und nur sehr selten ganz tadellos erhalten sind. Selbst bei ausgezeichnet fixiertem Material kann man oft die feinere Struktur nicht studieren, da die kleinste Schrumpfung oder Quellung den Zusammenhang zwischen der äußeren Glia und der Radiärstreifung verwischt. Es sei z. B. auf Fig. 34 von Zelle 23 und Fig. 42 von Zelle 20 verwiesen, die beide neben der trefflich fixierten Zellstruktur auch die Radiärstreifung wundervoll zeigen, ohne daß sich ihr Zusammenhang mit der äußeren Glia beweisen ließe. Umgekehrt sind Zellen, die bei im übrigen guter Fixierung ein wenig innerhalb der wohlerhaltenen Gliahülle geschrumpft sind, sehr geeignet zum Verständnis der Beziehungen, wie Fig. 38 und 40 zeigen, vorausgesetzt, daß man das Wesentliche bereits aus ganz tadellosen Präparaten erkannt hat. Manchmal findet man auch Präparate, in denen die feinere Struktur des Zellkörpers selbst schlecht erhalten ist, glasig erscheint und die feineren Details der Radiärstreifung auch nicht erhalten sind. Die in die Zelle eindringenden Gliafäden können aber dann mit größter Deutlichkeit, besonders an Eisenhämatoxylinpräparaten, wahrgenommen werden und ergeben dann das in Fig. 14 wiedergegebene Bild. Man sieht da von einer äußeren kapselartigen Hülle aus die Fäden tief in den Zelleib eindringen und dann gar nicht so weit von dem Kern entfernt endigen. An sehr gut erhaltenen Präparaten erweisen sich aber alle Teile des gliösen Korbes, der die Zelle umschließt, komplizierter gebaut. Ihr Verhalten ist in den Figuren 12, 13, 13a und dem Mikrophotogramm Fig. 120 dargestellt. Die ganze Hülle wird nach außen begrenzt von einer stärker färbbaren und dichten Membran, die ein ziemliches Stück weit von dem eigentlichen Zelleib absteht. Zwischen ihr und der Oberfläche der Zellen findet sich ein System konzentrisch angeordneter, unendlich feiner Lamellen, die untereinander wieder durch radiäre Lamellen verbunden sind, so daß im Schnitt das Bild eines überaus feinen Spinnwebes erzeugt wird, in Wirklichkeit aber ein regulär konzentrisch gelagertes Wabenwerk mit äußerst dünnen Wandungen vorliegt. Fig. 12, in der nur ein Teil eines solchen Gliakörbchens eingetragen ist, während der Zelleib nur angedeutet ist, zeigt es ebenso deutlich wie Fig. 13, beide von Zelle 23. Im Mikrophotogramm, das sich

auf die gleiche Zelle bezieht, nur zwei Schnitte weiter, ist es weniger deutlich zu erkennen. Dies feine Lamellenwerk wird nun von den von der Kapselwand ausgehenden radiären Fäden durchsetzt (Fig. 13). Bei genauerer Betrachtung und günstigen Präparaten zeigt sich allerdings, daß die Fäden hohl sind. Besonders an den sehr instruktiven Anschnitten der Zelle, die die radiären Fäden bald quer, bald schräg durchschnitten zeigen, läßt sich dies deutlich erkennen (Fig. 13 a). Es hat hier sogar den Anschein, als ob es sich um dütenartige Ausstülpungen der Kapselmembran handle. Auch das Photogramm Fig. 120, in dem nur auf den oberen Teil der Zelle scharf eingestellt ist, läßt es erkennen, soweit die Mikrophotographie überhaupt derartig feine Strukturen zum Ausdruck zu bringen vermag. Das Protoplasma der Zelle selbst wird von diesen Fortsätzen nicht etwa einfach durchbohrt, sondern es bildet für sie feine, im Querschnitt kreisrunde Kanäle, die wieder besonders schön im oberflächlichen Anschnitt (Fig. 13 a) zu sehen sind. Den Radiärfäden selbst muß eine beträchtliche Starrheit zukommen, denn sie sind nie verbogen oder irgendwie lädiert. Wenn das Protoplasma innerhalb des Körbchens schrumpft, so geschieht dies stets den Fäden entlang (s. Fig. 38, 40, 52), was am besten ihre Starrheit beweist. Das größte Interesse erfordert nun die Frage, wie endigen die Fäden innerhalb des Zelleibs? Hier sei nur bemerkt, daß sie in typischer Weise verschieden weit in die Zelle eindringen. Die überraschende Antwort auf unsere Frage kann aber erst in einem späteren Kapitel gegeben werden. Das Bild ist bei den zonorhabdoten und telorhabdoten Zellen genau das gleiche, wie hier bei den perirhabdoten, abgesehen von der besonderen Anordnung der radiären Düten. Es bedarf daher keiner besonderen Beschreibung und Illustration.

Es frägt sich nun, welcher histologische Charakter diesen merkwürdigen Gliakörbchen zukommt. Zunächst scheinen sie durch die Kapselmembran nach außen scharf von der Umgebung abgesetzt zu sein. Günstig geführte Schnitte zeigen aber, daß sie stets an irgendeiner Stelle ihrer Oberfläche mit dem umgebenden Gewebe enger zusammenhängen und dies Gewebe grenzt sich dann auch einigermaßen ab, soweit es bei dem syncytialen Charakter des Ganzen möglich ist, enthält einen Kern und dokumentiert sich damit als die Mutterzelle des Gliakörbchens (Fig. 12). Die Struktur der Zelle ist nicht wesentlich anders wie die der Seitenlinie, in der sie liegt, eine von Vakuolen durchsetzte Plasmamasse, die feine Körnchen und stärkere Faserbildungen enthält. Besonders deutlich läßt sich die Mutterzelle dieses Gliakörbchens bei den Zellen 19 und 20 nachweisen, weil sie hier mit den Zellen in eine Art Kanal der Rückenlinie eingeschlossen ist (Fig. 10) und sich dadurch besser vom umgebenden Gewebe abhebt. In Fig. 10 ist nur der Kern der einen der beiden Gliazellen getroffen, die Radiärstreifung war, wie so oft, nicht erhalten.

Es wäre nun natürlich sehr interessant, diese Befunde mit Angaben aus der Literatur in Beziehung zu setzen und zu versuchen, sich ein Bild von der physiologischen Bedeutung jener Bildungen zu machen. Es sei das aber auf ein späteres Kapitel verspart, da die Erörterung erst im Zusammenhang mit den weiteren Tatsachen des Ganglienzellbaus Bedeutung bekommt.

2. Die Nervenfasern.

Ueber den feineren Bau der Ascarisnervenfasern ist bisher noch nicht viel bekannt. In der älteren Literatur drehte sich die Diskussion hauptsächlich darum, ob die Fasern glatt oder varikös seien, ferner suchte man ihre Struktur mit der Hyaloplasmalehre in Einklang zu bringen. Mit modernen technischen Hilfsmitteln wurde nur die Untersuchung von DEINEKA (1908) ausgeführt, der sich allerdings auf Totalpräparate mit intravitaler Methylenblaufärbung beschränkte. Er beschreibt die Zusammensetzung der Faser aus Neurofibrillen, indem er die längsfaserige Struktur der dicken Nervenfasern als Ausdruck ihrer Neurofibrillierung betrachtet. Die wirklichen Neurofibrillen hat er, wie aus folgender Beschreibung ohne weiteres hervorgehen wird, überhaupt nicht gesehen.

a) Das Plasma.

Das was an den Ascarisnervenfasern vor allem in die Augen fällt, ist ihr ganz außerordentlicher Plasmareichtum und die große Verschiedenheit in der Dicke. Ein Nervenbündel erscheint nicht im Querschnitt aus gleich großen Stücken zusammengesetzt, sondern bildet ein Mosaik von Fasern, deren kleinste kaum den Querschnitt einer Fibrille übertrifft, während die dicksten ganz ungeheure Plasmastränge darstellen. Man betrachte außer den Figuren im II. Teil dieser Untersuchungen das Mikrophotogramm 117, das außer der Zelle 6 ein Stück des Nervenrings im Querschnitt zeigt, in dem ganz vorn eine dicke Faser liegt, deren Querschnitt den jener Ganglienzelle noch übertrifft. Es ist dabei nicht etwa ein prinzipieller Unterschied zwischen sensibeln und motorischen Fasern vorhanden. Motorische Fasern können von ganz verschiedenem Umfang sein, wie Fig. 20, 21, 22 beweisen, wenn sie im großen ganzen auch dicker wie die sensibeln sind und die ganz kolossalen nur bei ihnen vorkommen. Die sensibeln Fasern der Lippen- und Analsinnesorgane sind in der Regel recht schmächtige Fasern, wie Fig. 26 zeigt, aber es gibt unter ihnen auch beträchtlich dicke, wie die mächtige Faser des lateralen Submedialorgans, die in Fig. 18 und dem Photogramm 115 abgebildet ist.

Auch die Querschnittsform dieser Fasern variiert sehr; sie ist natürlich durch die Lage innerhalb des Nervenbündels bedingt. Wenn viele Fasern miteinander verpackt sind, so platten sie sich natürlich gegenseitig ab und die einzelne Faser erhält einen polygonalen Querschnitt, wie es z. B. Fig. 16, ein genau gezeichnetes Querschnittsbild eines Teils des Nervenrings, zeigt. Auch ganz platt bandförmige Fasern kommen gelegentlich vor, ja auch solche, die so eingerollt sind, daß sie eine Strecke weit eine andere Faser wie eine Scheide umgeben, wofür schon im II. Teil ein Beispiel abgebildet wurde. Liegen die Fasern allerdings frei im Gewebe, wie gewisse Kommissurenfasern und die Fasern der Sinnesorgane, so ist ihr Querschnitt annähernd kreisrund.

Sehr merkwürdig ist, daß die Fasern auch nicht in ihrem ganzen Verlauf das gleiche Volumen bewahren. (Für die sensibeln Fasern trifft das nicht zu.) Rekonstruiert man eine Serie durch einen Nervenstamm, so wird man erstaunt sein, wie oft das Querschnittsbild der einzelnen Faser wechselt. Die Sprünge sind oft ganz beträchtliche, ohne daß sich ein gesetzmäßiges Verhalten feststellen ließe. Regelmäßig sind solche Anschwellungen von oft beträchtlichem Umfang an den Innervationsstellen der motorischen Fasern zu finden, wie später noch näher zu schildern sein wird.

Den großen Verschiedenheiten im Umfang der Fasern entsprechen auch Unterschiede in der Struktur. Zunächst fällt im Querschnittsbild die Differenz in der Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen auf, die besonders stark innerhalb des Nervenrings hervortritt. Manche Fasern nehmen solche Farben äußerst begierig auf, so daß sie direkt chromatisch erscheinen, andere weniger, andere wieder gar nicht, so daß das in Fig. 16 wiedergegebene Bild entsteht. Man sieht da auch, wie die Einzelheiten der Struktur im Querschnittsbild recht verschieden sind. Manche Fasern erscheinen sehr fein granuliert (mit Neurofibrillenquerschnitten hat das nichts zu tun, da sie hier nicht mitgefärbt sind), in anderen tritt eine undeutliche, schwammige Wabenstruktur hervor, oder man findet eine gröbere Granulierung. Dann finden sich Fasern, die wie von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt erscheinen, in der sich feine Gerinnsel finden oder aber es liegt im Zentrum (um die dort befindliche Neurofibrille) eine stärker färbbare Substanz, die radiäre Plasmafäden ausstrahlen läßt. Es ist sehr schwer, alle diese Bilder auf eine einfache Plasmastruktur zurückzuführen. Aus den Längsschnittbildern muß man schließen, daß in dem Plasma eine äußerst feine Wabenstruktur vorhanden ist. Die Wabenwände scheinen so dünn, daß sie nur an günstigen Stellen oder wenn durch Zusammenfließen mehrerer Waben bei der Konservierung größere Alveolen entstehen, wahrgenommen werden können. Die Fasern dürften somit ganz außerordentlich wasserreich und weich sein. Dafür spricht ja auch ihre ganz bedeutende Empfindlichkeit bei der Konservierung, die nur sehr schwer

ohne Schrumpfung zu bewerkstelligen ist. Da die Faser von einer Gliascheide umgeben ist, die einigermaßen starr ist, so bleibt dann die geschrumpfte Faser mit kleinen Fäserchen mit der Umgebung in Zusammenhang. Sie hat DEINEKA mit Methylenblau gefärbt und als normale Seitenästchen der Faser beschrieben. In manchen der dicken Nervenfasern kommt durch diesen Flüssigkeitsreichtum auch bei bester Konservierung eine Struktur zustande, die ich nur für ein Konservierungsartefakt halten kann. Es findet sich eine Vakuolisierung derart, daß eine Reihe großer Vakuolen radiär um die axiale Neurofibrille stehen; die Scheidewände dazwischen machen oft den Eindruck radiär ausgespannter Fäden. In Fig. 23 ganz links ist eine solche Faser aus dem Bauchnerven eingezeichnet und oben die Plasmastruktur ausgeführt.

Je nach der Dichte, mit der in das feinschaumige Plasma kleine Körnchen eingelagert sind, erscheint dieses mehr oder weniger strukturlos; fehlen die Körnchen ganz, so ist überhaupt keine Struktur deutlich wahrnehmbar. Oft finden sich, wie Fig. 23 zeigt, die Körnchen in einer äußeren Zone dichter gelagert. Außer den Körnchen beobachtet man aber oft eine feine Längsfaserung des ganzen Plasmas. Besonders schön zeigt sie die dicke, sensible Faser des lateralen Submedialorgans, wie sie in Fig. 18 abgebildet ist. Auf dem Photogramm Fig. 115 tritt sie weniger deutlich zu tage.

Alle diese Angaben gelten aber nur für die Nervenfasern, die direkt aus dem Ring kommen. Solche aber, die Fortsätze einer relativ weit vom Ring entfernt liegenden Ganglienzelle darstellen, unterscheiden sich von jenen auf den ersten Blick dadurch, daß sie die schöne und deutliche Wabenstruktur des Ganglienzelleibes besitzen, deren Alveolen hier innerhalb des Fortsatzes in Längsreihen angeordnet sind. Häufig findet sich dann in diesen Fasern auch noch etwas von Tigroidsubstanz.

b) Die Neurofibrillen.

Der Bestandteil der Nervenfasern, der augenblicklich das meiste Interesse erheischt, sind ja die Neurofibrillen. Auch in der Ascarisnervenfaser sind sie stets vorhanden, und fibrillenfreie Fasern dürften wohl überhaupt nicht vorkommen. Sie lassen sich mit den meisten Neurofibrillenmethoden darstellen und zeigen in jedem gelungenen Präparate, gleich nach welcher Methode, das gleiche Aussehen, so daß es mir erübrigt, hier über die Technik zu sprechen. Anders in den Ganglienzellen, weshalb dort etwas von der Technik die Rede sein soll. Die Abbildungen sind nach APÁTHY- oder CAJAL-Präparaten angefertigt.

Eine nähere Beschreibung des Aussehens und histologischen Charakters der Neurofibrillen kann ich mir ersparen, da ich nur all das wiederholen könnte, was

APÁTHY für die Neurofibrillen der Hirudineen beschrieb. Es sei nur nochmals darauf hingewiesen, daß die Fibrillen stets drehrunde und haarscharf gezogene, glattrandige Bildungen sind, die weder Varikositäten zeigen, noch durch Querbrücken verbunden sind. Wie seit APÁTHY bekannt, verlaufen sie im gestreckten Nerven kerzengerade, im verkürzten wellig. Im einzelnen ist ihr Verhalten in den verschiedenen Nervenfasern verschieden. Man könnte dabei zunächst glauben, daß die Verschiedenheiten typisch wären, z. B. für motorische oder sensible Fasern. Das ist aber nicht der Fall, weshalb zunächst die Typen unabhängig von der Bedeutung der Faser beschrieben seien. Sie stimmen im wesentlichen mit den von APÁTHY beschriebenen Typen überein.

Am häufigsten ist der Grundtypus der Neurofibrillierung, nämlich das Vorhandensein einer einfachen axialen Neurofibrille innerhalb der plasmatischen Faser. In den meisten Fällen erscheint eine derartige Fibille durchaus einheitlich und nichts deutet auf eine — möglicherweise vorhandene — Zusammensetzung aus Elementarfibrillen hin. Dies ist der Typus sämtlicher dünnen Nervenfasern, also vor allem der meisten sensibeln. Solche zeigt Fig. 26, nämlich vier der Fasern des großen lateralen Lippensinnesorganes, ferner im Querschnitt Fig. 27 von einem Lateralnerven. Außerdem scheint dies der ausschließliche Typus der Fasern innerhalb des Nervenringes zu sein, und zwar ohne Unterschied der Provenienz oder Stärke. Wenigstens sind mir niemals andere Fibrillentypen hier begegnet. Ein Paar Fasern aus dem Nervenring im Längssschnitt sind in Fig. 24 wiedergegeben, auch in den Mikrophotogrammen erkennt man an mehreren Stellen den Querschnitt der Fibrille. Aber auch in reinen motorischen Fasern des Bauchnerven findet man diesen Typus vertreten, stets in ganz dünnen Fasern (Fig. 23 rechts), aber auch in dicken Nervenfasern, besonders denen, die sich durch die erwähnte radiäre Vakuolisierung auszeichnen (Fig. 23 links). Im einzelnen variieren diese Fibrillen sehr in der Dicke, wie ein Vergleich der verschiedenen Abbildungen lehrt, ohne daß ein Gesetz dafür festzustellen wäre.

An diesen Typus schließen sich am nächsten die Fasern an, die auch nur eine axiale Fibrille besitzen, die aber dazu neigt, ihre Zusammensetzung aus feineren Fibrillenbildungen kund zu tun, indem gelegentlich das Bündel etwas auseinanderweicht, in der Art, wie es APÁTHY ebenfalls für Hirudineen beschrieben hat. Diesem Typus gehört stets die dicke Nervenfaser des lateralen Submedialorgans an, wie Fig. 18 und das Photogramm Fig. 115 zeigen. Aber auch unter den motorischen Fasern ist der Typus vertreten, wie die zweite Faser von links in Fig. 23 illustriert. Gelegentlich kommen bei dieser Art recht dicke axiale Fibrillenbündel vor. Auch ist hier deutlicher als bei anderen Fasern zu zeigen, daß das der Fibrille dichtanliegende Plasma sich besonders differenziert hat zu dem, was APÁTHY Perifibrillärsubstanz nannte.

Bei den anderen Typen der Fibrillierung handelt es sich stets um äußerst feine Fibrillen von solcher Zartheit, daß es unmöglich ist, sie in der Zeichnung richtig wiederzugeben. Die Abbildungen sind daher gegen das Präparat stark vergröbert. Sehr charakteristisch ist der Anblick der Fasern, deren Fibrillen in einem ziemlich starken Bündel in der Achse verlaufen. Sind da die einzelnen Fibrillen ein wenig geschlängelt, so erhält das Ganze ein charakteristisches gewelltes oder lockiges Aussehen. Diese Fibrillenform ist besonders häufig in motorischen Fasern des Bauchnerven und ist abgebildet in Fig. 23, die 2. Faser von rechts, Fig. 21 und 22. Aber auch in dünnen sensibeln Fasern kann sie vorkommen, und zwar ist sie typisch für die Faser, der die bipolare Zelle 51 angehört, wie Fig. 89 zeigt. In stärkeren motorischen Fasern findet man sodann bisweilen Fibrillenbündel, die aus nur wenigen zarten Fibrillen zusammengesetzt sind, die ziemlich weit auseinander liegen. Die linke Faser in Fig. 17 illustriert diese Form. Und endlich ist noch ein Typus zu verzeichnen, bei dem die äußerst feinen Fibrillen auf einem Zylindermantel angeordnet sind, der übrigens nicht immer vollständig ist. Im Längsschnitt weist eine solche Faser natürlich zwei Fibrillenbündel auf. Die allerdicksten Fasern zeigen fast immer diesen Typus, der aber auch bei mittelstarken Fasern sich findet. Die beiden rechten Fasern der Fig. 17 dienen zur Illustration.

Wie schon gesagt, läßt sich eine Beziehung zwischen dem Fibrillentypus und der Funktion der Faser hier nicht feststellen. Zwar weisen die sensibeln Fasern vorzugsweise den Typus mit der einfachen Fibrille auf, er findet sich aber auch bei motorischen Fasern. Unter diesen kommen auch wieder die größten Verschiedenheiten vor. Das einzige, was sich sagen läßt, ist, daß im großen und ganzen die Dicke der Fasern den Fibrillentypus bestimmt, derart, daß die komplizierteren Typen den dicken Fasern zugehören. Doch fehlt es, wie aus Obigem hervorgeht, auch nicht an Ausnahmen.

3. Die Ganglienzellen.

Ueber den feineren Bau der Ascarisganglienzellen liegen in der Literatur kaum Angaben vor, obwohl man sich schwer ein schöneres Objekt zum Studium der Nervenstruktur vorstellen kann. Die älteren Autoren (BÜTSCHLI, ROHDE) verfügten noch nicht über die technischen Hilfsmittel, die ein tieferes Eindringen in feinste Strukturen erlaubten. In neuerer Zeit hat nur DEINEKA (1908) einige Angaben gemacht, dahin lautend, daß der Plasmaleib der Ganglienzellen von einem Neurofibrillengitter erfüllt sei, das um den Kern dichter erscheint. Wie aus dem folgenden ohne weiteres hervorgehen wird, und auch ein Vergleich

unserer Figuren sofort zeigt, hielt er die Wabenstruktur des Protoplasmas, die sich in jedem Präparat, wie es auch behandelt sein mag, zeigt, für ein Neurofibrillengitter. Die wirklichen Neurofibrillen, die nur mit Fibrillenmethoden darzustellen sind, bekam er in seinen Methylenblaupräparaten nicht zu Gesicht.

a) Das Protoplasma.

APÁTHY, dem wir die genauesten Schilderungen vom Bau der Ganglienzellen der Wirbellosen verdanken, unterscheidet im Plasma der Hirudineenganglienzelle fünf aufeinanderfolgende Zonen als 1) äußere Alveolarzone, 2) äußere chromatische Zone, 3) innere Alveolarzone, 4) innere chromatische Zone, 5) die Perinuklearzone. Im großen ganzen zeigen auch die Ascariszellen eine ähnliche Schichtung, nur herrscht bei den verschiedenen Zelltypen eine solche Mannigfaltigkeit, daß man nicht ohne weiteres die gleichen Bezeichnungen anwenden kann. Allerdings ist auch hier das, was die einzelnen Zonen am besten charakterisiert, Größe und Bau der Alveolen und die Einlagerung jener eigenartigen Substanz, die sich genau wie Kernchromatin färbt und als Tigroidsubstanz oder NISSL-Schollen bezeichnet wird. Da aber die Plasmazonen, die das Tigroid enthalten, auch schon durch den Alveolenbau charakterisiert sind, ferner dessen Anordnung in verschiedenen Funktionszuständen wechseln kann, will ich hier zunächst die Plasmastruktur für sich schildern und dann erst das Tigroid.

α) Die Plasmastruktur.

Es gibt wohl wenig Objekte, die so geeignet sind, die Wabenstruktur des Protoplasmas im BÜTSCHLIschen Sinne zu demonstrieren, wie gerade die Ganglienzellen und der mit der Zelle Vertraute kann es nicht begreifen, daß sich gelegentlich immer noch Autoren finden, die das leugnen. Schöner allerdings als bei den Ascarisganglienzellen dürfte sich nirgends diese Struktur zeigen. Man neigt auf gewissen Seiten ja gern dazu, jene Struktur für ein Fixierungsartefakt zu erklären. Hier bei *Ascaris* ist man aber in der angenehmen Lage, sie auch an den lebenden Zellen sehen zu können. Man braucht nur das Vorderende eines kleineren Tieres aufzuschneiden und nach Entfernung des Oesophagus auszubreiten, um einige Zellen bequem mit den stärksten Vergrößerungen lebend untersuchen zu können und sich von dem Wabenbau zu überzeugen. Am fixierten Material tritt er nun mit größter Deutlichkeit und schematischer Klarheit hervor. Ich muß dabei ganz dem zustimmen, was APÁTHY für die Hirudineenzelle bemerkt: „Im allgemeinen hängt aber die Größe der Alveolen auch von der Fixierung und namentlich davon ab, in welchem Grade Schrumpfung eingetreten ist. Je mehr

man letztere vermeiden konnte, um so kleiner erscheinen sie caeteris paribus . . . Sie vergrößern sich offenbar während der Behandlung dadurch, daß die Scheidewände innerhalb kleinerer oder größerer Gruppen von natürlichen Alveolen durchreißen, sich retrahieren, und so die ganze Gruppe einen mehr oder weniger regelmäßigen, größeren Alveolus bildet." Letztere Erscheinung, der künstliche Zusammenfluß mehrerer kleinerer Vakuolen zu einer großen, tritt besonders bei den großen Zellen leicht ein, so daß man in sonst gut fixierten Zellen bisweilen eine oder mehrere große Vakuolen findet, die manchmal einen ganzen Kranz um den Kern bilden. Für die Ganglienzellen der Wirbeltiere wurde unglaublicherweise ernsthaft diskutiert, ob solche Vakuolen eine physiologische Bedeutung haben. Das Mikrophotogramm Fig. 121 der Zelle 20 zeigt rechts solche Vakuolen, auch in den kleinen Zellen der Taf. 21 sind sie verschiedentlich zu sehen, so in Fig. 59, 62, 63, 84, 89.

Der Alveolarbau des Plasmas entspricht natürlich genau dem Bild, das BÜTSCHLI (1892) von einem solchen entwirft, d. h. polygonale Plasmamaschen im optischen Schnittbild, in deren Ecken stets drei Bälkchen zusammenstoßen. An diesem Punkt liegt ein feines Körnchen. Die Wabenwände sind meist äußerst zart und schwach färbbar, der Wabeninhalt oder Enchylema eine wässerige Flüssigkeit. In manchen Zellen erscheint allerdings auch das Enchylem gefärbt und ganz fein gekörnt. Vielleicht stellt das einen Funktionszustand dar. Die Größe der Waben schwankt beträchtlich sowohl in den verschiedenen Zellarten, als innerhalb der Zonen einer Zelle. Ein Blick auf die Tafeln 19 und 21 zeigt das am besten.

Die Anordnung des Wabenwerks innerhalb der Zelle ist am besten zu studieren, wenn die Zelle zufällig frei von chromatischer Substanz ist. (Ihre Lösung ist mir mit den von BETHE u. a. angegebenen Methoden nicht gelungen.) Drei derartige Beispiele von je einer großen, mittleren und kleinen Zelle sind in den Figuren 31, 32 und 15 abgebildet. Letztere zunächst, die Zelle 46, zeigt deutlich drei verschiedene Wabenzonen. Die äußere entspricht der APÁTHYschen äußeren Alveolarzone, besteht nur aus einer Alveolarreihe und stellt somit einen Alveolarsaum im Sinne BÜTSCHLIs dar. Den Hauptteil der Zelle nimmt die mittlere Schicht ein, entsprechend der inneren Alveolarschicht APÁTHYs, die aus einem sehr feinen Wabenwerk besteht, das direkt in den Nervenfortsatz übergeht. Um den Kern findet sich dann wieder eine einzige Schicht großer Waben vor. Diese drei Schichten, die wir die äußere, mittlere und innere Alveolenschicht nennen wollen, finden sich im wesentlichen in allen Zellen vor. Verschieden ist nur ihre Mächtigkeit und ihr später zu besprechendes Verhalten zur chromatischen Substanz. So zeigt die Zelle 32 in Fig. 32 die äußere Alveolarzone mehrschichtig und auch die innere aus mehreren Schichten kleiner Waben bestehend. Ebenso

zeigt Fig. 31 von Zelle 23 eine breite, grobschaumige äußere Vakuolenschicht, während die innere, um den Kern gelegene, ziemlich reduziert erscheint. (Die beiden letzteren Bilder beziehen sich auf *A. megalocephala*, deren viel größere Zellen in ihrer feinen Struktur stets gröber erscheinen als bei *lumbricoides*.)

Bei den großen unipolaren Zellen finden wir trotz mancherlei Modifikationen diese 3 Zonen immer wieder. Nicht immer sind sie so typisch bei den mittleren und kleinen und den bipolaren Zellen. Manche der kleinen Zellen geben allerdings das genaue Miniaturbild der großen, wie Zelle 6 in Fig. 77–80 zeigt, oder auch Zelle 29 in Fig. 68—71. Es fällt nur häufig an diesen auf, daß die äußere Alveolenschicht aus großen, schmalen radiär gestellten Waben besteht, wie besonders Fig. 68, 69, 71 zeigen. Bei vielen dieser Zellen fällt aber die Differenzierung der äußeren von der mittleren Alveolenschicht fort, so daß die ganze Zelle von einem gleichmäßigen Wabenwerk erfüllt ist. Es kann entweder sehr fein sein, wie Fig. 57—61 zeigt, oder gröber wie Fig. 62—67 demonstriert. In all diesen Zellen ist auch die innere Alveolarschicht sehr reduziert, was mit später zu schildernden Eigentümlichkeiten des Neurofibrillenapparates zusammenhängt. Sehr typisch ist auch das Fehlen der äußeren Alveolenzone für die merkwürdige Zelle 25. Dafür ist die innere Zone ziemlich breit und ihrer Struktur nach stark von der mittleren verschieden, wie besonders Fig. 46–50 zeigt.

In den kleinen bipolaren Zellen ist im allgemeinen eine Differenzierung in Zonen nicht nachzuweisen. Ihr Plasma ist gleichmäßig feinschaumig strukturiert. Eine innere Alveolenzone wird nur dadurch manchmal vorgetäuscht, daß sich durch Zusammenfließen bei der Konservierung große Vakuolen im Umkreis des Kerns bilden können, wie z. B. Fig. 85 zeigt. Die mittleren und großen bipolaren Zellen zeigen allerdings wieder die Zonendifferenzierung recht deutlich. Am klarsten tritt sie bei der schönen Zelle 36 in Erscheinung, die stets und in allen Präparaten den in Fig. 29 wiedergegebenen Bau zeigt: eine breite äußere Alveolarschicht, eine noch mächtigere innere von Birnform und dazwischen eine ganz schmale mittlere Schicht, die sich allein beiderseits in die Nervenfasern fortsetzt. Bei der bipolaren Zelle 90 aus dem Bauchnerv, die in Fig. 30 abgebildet ist, finden wir das gleiche Verhalten, nur steht hier auf einer Seite des Kerns innere und äußere Alveolenschicht in Kontinuität und die mittlere ist ganz verdrängt. Endlich bei den riesengroßen bimultipolaren Zellen des Bauchnerven, von denen eine, die Zelle 86, in Fig. 37 wiedergegeben ist, tritt die äußere Alveolarzone mehr zurück und die innere ist nur durch ihre Beziehung zur Tigroidsubstanz von der mittleren unterschieden.

Bisher haben wir in unserer Schilderung nun gar keine Rücksicht darauf genommen, daß die großen Zellen ja alle dem Typus der radiärgestreiften oder rhabdoten Zellen angehören. Dadurch werden aber einige Besonderheiten in

der Anordnung der Alveolen bedingt. Denn da wo die Gliafäden das Plasma durchsetzen, zeigen dessen Waben ebenfalls eine radiäre Anordnung. Am deutlichsten tritt sie dann hervor, wenn die Fäden selbst im Präparat nicht gut erhalten sind, so daß ihre Gegenwart nur aus der radialen Anordnung erschlossen werden kann. Fig. 31 läßt dies z. B. deutlich erkennen, ebenso die Fig. 48—50 der Zelle 25. Außer dieser radialen Orientierung kommt nun auch noch eine konzentrische Schichtung des Wabenwerks zur Beobachtung. Sie kann die äußere wie die mittlere Alveolenschicht betreffen. In der äußeren kommt sie in den Zellen 23, 24, 26, 30, 19 und 20 vor. Sie zeigt sich da nur bei ganz tadellosem Erhaltungszustand der Zelle und wird noch durch die Anordnung des Tigroids hervorgehoben. Was die Schichtung bedingt, vermag ich nicht anzugeben (s. u.). Sie tritt sehr deutlich hervor in Fig. 34 für Zelle 23, Fig. 35 für Zelle 26, Fig. 40 und 42 für Zelle 20. Eine konzentrische Schichtung der mittleren Alveolarzone fand ich nur bei den Zellen 20, 26 und 37, und zwar ist sie hier bedingt durch den Verlauf der Neurofibrillen in dieser Schicht. Fig. 35 von Zelle 26, Fig. 36 von Zelle 37 und 40 und Fig. 42 von Zelle 20 illustrieren das Verhalten. Besonders typisch ist das Verhalten für die Zelle 37, wo es meist viel ausgesprochener ist als in der abgebildeten Zelle. Schon ROHDE hat eine solche konzentrisch geschichtete Zelle abgebildet und es geht aus seiner Figur mit Sicherheit hervor, daß er die Zelle 37 vor sich hatte. In dieser Zelle betrifft merkwürdigerweise die konzentrische Schichtung nicht nur die Anordnung der ganzen Waben, sondern auch die feinen Körnchen, die der Wabenwand eingelagert sind, sind in parallelen Reihen angeordnet, so daß die einzelnen Waben bei sehr starker Vergrößerung das in Fig. 36a dargestellte Bild ergeben.

Es sei schließlich noch mit ein paar Worten darauf hingewiesen, wie sich die einzelnen Schichten beim Uebergang in den Nervenfortsatz verhalten. Bei manchen der großen unipolaren Zellen kann sich die äußere Alveolarschicht als eine dünne Lage noch mehr oder minder auf den Nervenfortsatz hinauf erstrecken. Der Hauptbestandteil des Fortsatzes, meist sogar der ganze, wird ausschließlich von der mittleren Alveolenschicht gebildet. An seinem Ursprung strecken sich die Waben in die Richtung des Fortsatzes, ordnen sich in Längsreihen an, wobei sie meist kleiner werden, und gehen so allmählich in den längsstreifigen Fortsatz über. Fig. 29, 30, 31, 37 läßt dies deutlich erkennen. In Fig. 34 ist ein ebenfalls häufig zu beobachtendes Verhalten dargestellt, daß nämlich die aus äußerst feinen Längswabenreihen gebildete längsstreifige Struktur des Fortsatzes ziemlich unvermittelt in die mittlere Alveolenschicht übergeht, so daß ein Bild entsteht, das etwas an den Ursprungskegel des Wirbeltieraxons erinnert. Das in Fig. 36 wiedergegebene Bild konnte ich in solcher Klarheit nur hier bei Zelle 37 finden; es liegt hier nämlich eine Differenzierung des Nervenfortsatzes in zwei Schichten

vor. Die innere, feinstreifige, in der die hier nicht imprägnierten Neurofibrillen verlaufen, ist vielleicht mit APÁTHYs Interfibrillärsubstanz zu identifizieren.

Die Struktur des Nervenprotoplasma hat eine große Literatur zu verzeichnen. Betrachtet man sie allerdings näher, so haben mehr oder minder alle Autoren das gleiche beschrieben. Denn wenn z. B. VAN GEHUCHTEN (1897) oder LENHOSSÉK (1898), ohne von den vielen anderen zu reden, einen netzförmigen Plasmabau beschreiben, bestehend aus Plastinnetz, Filarsubstanz und Enchylema oder Interfilarsubstanz, wenn NANSEN (1886) und ROHDE (1891) von Spongioplasma und Hyaloplasma sprechen, wenn BÜTSCHLI (1892), HELD (1895), APÁTHY (1897), AUERBACH (1898), SMIRNOW (1901), V. BUTTEL-REEPEN (1902), LEGENDRE (1908) und viele andere eine Alveolarstruktur beschreiben, so liegen allen diesen Beschreibungen stets gleichartige Beobachtungen zugrunde, nämlich die eines feinen Netzwerkes. Nachdem aber BÜTSCHLI (1892) den bindenden und nicht zu widerlegenden Beweis erbrachte, daß ein derartiges Strukturbild nichts ist, als der optische Ausdruck eines Wabenwerks, kann es als feststehend erachtet werden, daß ebenso wie hier bei Ascaris, im ganzen Tierreich die Struktur des nervösen Protoplasma die Wabenstruktur ist. Es wäre sehr wünschenswert, wenn diese Erkenntnis auch in Fachneurologenkreisen mehr Eingang fände; es würden dann vielleicht nicht mehr allwöchentlich Arbeiten erscheinen, die die Wabenstruktur des Plasmas nach Imprägnation mit einem Metallsalz als Neurofibrillennetz beschreiben.

β) Die Tigroidsubstanz.

Bekanntlich bezeichnet man als Tigroid oder chromophile Substanz oder NISSL-Schollen eine Substanz, die sich im Plasma der Ganglienzellen aller Tiere in der verschiedensten Anordnung vorfindet und sich stets durch ihre außerordentliche Avidität für Kernfarbstoffe auszeichnet. Nach SCOTT (1899) besteht sie auch aus dem Basichromatin des Zellkerns. Sie muß eine bedeutende Rolle bei der Funktion der Ganglienzellen spielen, wie aus ihrem Verhalten in verschiedenen physiologischen wie pathologischen Zuständen hervorgeht, ohne daß jene Rolle bisher näher präzisiert werden konnte. Man hat vorgeschlagen (NISSL 1903), zur Darstellung dieser Tigroidsubstanz stets das gleiche Verfahren anzuwenden, um so allen Beobachtungen den gleichen Fehler (durch die angewandte Technik) zugrunde zu legen, NISSLs Aequivalentbild. Für die Nervenzellpathologie mag das in der Tat von Bedeutung sein; für uns kommt es aber in Wegfall, da sich gezeigt hat, daß bei allen technischen Verfahren, soweit nur die Fixierung eine anständige ist, das gleiche Bild erscheint. Das Sublimatbild unterscheidet sich in bezug auf das Tigroid in nichts vom Alkoholbild, so daß wir natürlich besser daran tun, auch das Tigroid im gut fixierten Sublimatpräparat zu studieren. Auch

die Färbung spielt keine große Rolle. NISSLs Seifenmethylenblau gibt zwar schöne Bilder, läßt aber die Plasmastruktur zu wenig hervortreten. Wohl die schönsten Präparate liefert BETHEs Toluidinmethode, schon durch die tiefe und kontrastreiche Färbung des Tigroids. Aber sie zeigen sonst nichts anderes wie irgendwelche Hämatoxylin-, HEIDENHAIN-, Chromhämatoxylin-, Goldfärbung usw., so daß bei der Wahl der Abbildungen auf die angewandte Färbemethode gar keine Rücksicht genommen wurde.

In bezug auf die Anordnung des Tigroids sind vollständig voneinander zu trennen die großen und die kleinen Zellen. Einen Platz für sich nimmt die Zelle 25 ein. Was zunächst die kleinen Zellen betrifft, so ist meistens überhaupt keine typische Anordnung des Tigroids vorhanden, indem es diffus über den ganzen Zelleib verteilt ist. Seine Quantität muß dann aber eine sehr geringe sein, denn in den Methylenblautotalpräparaten, deren Anfertigung im ersten Teil beschrieben ist, werden diese Zellen viel schwächer tingiert als die tigroidriichen großen. Es gibt aber auch unter den kleinen Zellen solche, bei denen das Tigroid in Körnchenform im Wabenwerk abgelagert ist. Man beachte z. B. die Figuren 77—80 der Zelle 6, die die feinen gefärbten Kügelchen in der äußeren Alveolenschicht erkennen lassen. Oder die merkwürdigen gebeutelten bipolaren Sinneszellen 75—78, die, wie Figuren 81, 82, 83, 86 zeigen, im sonst kaum differenzierten Plasma eine Einlagerung feiner Tigroidschollen besitzen. Auch die in Fig. 45 abgebildete bipolare Zelle 80 zeigt jederseits des Kerns eine Reihe Tigroidkörner.

Man sieht immerhin, daß das Tigroid hier in den kleinen Zellen keine wesentliche Rolle spielt. In den großen Zellen hingegen wird der ganze Charakter der Zellen durch seine Tigroidanordnung bestimmt. Es kommen dabei ebenso wie bei dem Plasmabau drei Zonen in Betracht, die äußere, mittlere und innere Tigroidzone, die mit den entsprechenden Alveolenzonen zusammenfallen. Je nachdem die eine oder andere mehr ausgebildet ist, kommt ein verschiedener Verteilungstypus zustande.

Wie auch anderwärts im Tierreich besteht die Tigroidsubstanz aus allerfeinsten Körnchen, die entweder isoliert liegen oder zu kleinen Schollen verkleben. Sie liegen typisch in der Wand der Plasmaalveolen, so daß deren Anordnung auch für die Struktur der Tigroidmassen maßgebend ist. Oft sind die Tigroidmassen auch so dicht der Vakuolenwand eingelagert, daß sie diese selbst zu bilden scheinen und der Eindruck entsteht, daß die betreffende Zone der Zelle nur aus Tigroidsubstanz besteht.

Was nun zunächst das Aussehen der inneren Tigroidzone betrifft, so variiert es ein wenig bei den verschiedenen Typen großer Zellen. Am häufigsten wird wohl der Zustand angetroffen, daß die innere Alveolarschicht aus einer Reihe

großer Waben besteht und dementsprechend auch die Tigroidsubstanz eine schmale Zone um den Kern bildet. Das Tigroid selbst ist dabei dicht in groben tropfigen Schollen eingelagert und erfüllt die Wabenwände nicht vollständig, so daß eine Art zackiger Kranz um den Kern entsteht, dessen Aussehen im einzelnen sehr wechselt. Fig. 37 und 40 zeigt ihn in sehr schwacher Ausbildung, Fig. 33 38, 42 gut entwickelt, Fig. 13 und 35 in dem schematischen Aussehen, das er manchmal zeigt. In ganz merkwürdiger Weise finden wir häufig — nicht immer — die Zone in der großen Zelle 37 ausgebildet. Sie besteht dann, wie Fig. 36 illustriert, aus einer Reihe genau radiär um den Kern gestellter, verschieden mächtiger chromatischer Stäbchen. Nur in ganz wenig Zelltypen, nämlich der großen bipoloren Zelle 36 und ein paar kleinen bipolaren Zellen erreicht die innere Tigroidzone eine größere Mächtigkeit. Ihr charakteristisches Aussehen zeigt Fig. 29 von Zelle 36, in der die grobschaumige Alveolenzone dicht mit Tigroidsubstanz erfüllt ist, die am Rand nach der mittleren Alveolarzone zu sich allmählich verliert. Bisweilen ist sie in dieser Zelle so stark entwickelt, daß die mittlere chromatinfreie Zone auf einen ganz schmalen Streifen reduziert wird, wie Figuren 102 und 103 zeigen, in denen die Zonen nur durch dunkleren Ton angedeutet sind.

In der Mehrzahl der großen Zellen, vor allem in den Zellen des Ganglion ventrale ist die mittlere Alveolenzone völlig chromatinfrei oder es sind nur wenige vereinzelte Tigroidkörnchen vorhanden. Da dann der ganze äußere Rand der Zelle, die äußere Alveolenschicht, wieder dicht mit Tigroid erfüllt ist, entsteht ein charakteristisches Bild, wie es etwa Fig. 38 von den Zellen 8 und 9 wiedergibt. Die äußere Alveolenschicht enthält dann in ähnlicher Weise dichte Einlagerungen verschieden großer Chromatinkörnchen, wie es eben von der inneren Schicht der Zelle 36 angegeben wurde. Daß dort die gleichen Verhältnisse auch in der äußeren Schicht vorliegen, zeigt Fig. 29. Etwas anders ist die Anordnung der äußeren Tigroidschicht in den Zellen 19 und 20 des Ganglion dorsale. Auch hier ist die mittlere Schicht chromatinfrei, das Tigroid der äußeren Schicht ist aber dem Alveolenwerk in Form grober körniger Schollen oder Inseln eingelagert, die etwa dasselbe Bild ergeben wie die NISSL-Schollen der Wirbeltierganglienzellen. Fig. 42 gibt einen guten Begriff dieser Anordnung, in etwas verwaschener Form auch das Mikrophotogramm 121 des gleichen Präparats. Das etwas abweichende Bild, das Fig. 40 von der gleichen Zelle gibt, wird durch die beträchtliche Schrumpfung innerhalb der Gliahülle hervorgerufen. In exquisiter Weise zeigen ferner diesen schollenförmigen oder in diesem Fall besser netzigen Typus der äußeren Tigroidzone die absonderlichen riesigen Ganglienzellen des Ganglion ventrale I, wie die in Fig. 37 abgebildete Zelle 86 illustriert. Endlich wäre noch das in Fig. 36 wiedergegebene Verhalten der Zelle 37 zu erwähnen, bei der der

äußeren Alveolenschicht oft regelmäßige Tigroidkügelchen eingelagert sind. Doch wechselt die Tigroidstruktur gerade dieser Zelle sehr beträchtlich.

Was endlich die mittlere Tigroidschicht betrifft, so ist sie, wie gesagt, normalerweise bei den meisten Zellen nicht vorhanden. Regelmäßig wurde sie eigentlich nur angetroffen bei den Zellen 26, 37, 86, 87, 88. In Zelle 26 stellt sie einfach eine Fortsetzung der konzentrisch geschichteten äußeren Chromatinzone dar und besteht aus kleinen, ebenfalls konzentrisch geschichteten Tigroidinseln, die nach dem Kern zu allmählich abnehmen. Bei der Zelle 37 handelt es sich, wie Fig. 36 zeigt, um kleine Schollen, die ziemlich regelmäßig dem Wabenwerk der mittleren Alveolenschicht eingelagert sind und sich auch ein wenig netzig miteinander verbinden, wie Fig. 36a erkennen läßt. Auch hier findet eine Abnahme nach dem Kern zu statt. Ebenso wie die äußere Tigroidzone variiert aber in dieser Zelle auch die mittlere beträchtlich. Das schönste Bild liefert die mittlere Chromatinzone endlich bei den Zellen 86—88. Hier ist ein zierliches Tigroidnetz, hier und da breitere Inseln bildend, der breiten mittleren Alveolenschicht eingelagert. Nach der äußeren Tigroidzone zu läßt es einen schmalen Streifen frei, resp. überbrückt ihn nur durch wenige Verbindungen und ebenso bleibt nach dem Kern zu eine Zone chromatinfrei; Fig. 37 illustriert das Verhalten.

Die bisherige Beschreibung bezog sich auf das typische Tigroidbild, d. h. jenes, das man in der Mehrzahl der Fälle in frisch getöteten Tieren vorfindet. Nun kann ja wohl durch zahlreiche Untersuchungen als feststehend erachtet werden, daß Tigroid eine Substanz ist, die bei der Funktion der Zelle eine wesentliche Rolle spielt, und dementsprechend in verschiedenen Funktionszuständen auch ein verschiedenes Aussehen zeigt. Man wird also auch nicht erstaunt sein, das Tigroid in ein und derselben Zelle in verschiedener Verteilung vorzufinden. Ich bin leider noch nicht dazu gekommen, ein systematisches experimentelles Studium der verschiedenen Funktionszustände des Chromatins vorzunehmen, hoffe aber bald die Lücke auszufüllen. Hier seien deshalb nur einige funktionelle Strukturen des Tigroid beschrieben, die ich öfter angetroffen habe, ohne sie in genetische Beziehung mit anderen Stadien bringen zu können.

Die Zellen 23 und 24 weisen typischerweise die Tigroidverteilung der großen Bauchganglionzellen auf, wie es nicht sehr deutlich Fig. 13, klarer Fig. 38 von den Zellen 8 und 9 zeigt. Ziemlich häufig nun findet sie sich in einem Zustand äußerst zierlicher Tigroidverteilung, wie sie in Fig. 34 wiedergegeben ist. Die Photographie des nächsten Schnittes durch die gleiche Zelle (Fig. 119) gibt leider das Präparat höchst unvollkommen wieder. Die äußere Tigroidzone besteht hier aus streifenförmigen Ansammlungen kleiner Chromatinkörner, die den Wabenwänden der äußeren Alveolarschicht eingelagert sind. Ein Teil von ihnen läuft parallel der Oberfläche der Zelle und verleiht dadurch der ganzen Zone eine

konzentrische Schichtung, ein Teil der Körner hat sich den radiär in die Zelle eindringenden Gliafäden angelagert, so daß die Radiärstreifung auf diese Weise noch hervorgehoben wird. Die mittlere Alveolenschicht wird von einem zierlichen Tigroidnetz durchsetzt, das wieder aus feinsten, den Alveolenwänden eingelagerten Körnchen besteht, die hier und da zu Inseln sich vereinigen und so das aus der Figur ersichtliche, auf das genaueste wiedergegebene Bild herstellen. An vielen Stellen sieht man, daß die Körnchenreihen des Netzes direkt in diejenigen übergehen, die die radiären Gliafäden begleiten. Die innere Tigroidschicht endlich stellt eine ziemlich breite Zone um den Kern dar, in der die einzelnen Chromatinkörnchen so dicht nebeneinander liegen, daß man zunächst die Alveolen, deren Wände sie erfüllen gar nicht wahrnimmt. Sie steht mit feinen, pseudopodienartigen Fortsätzen mit dem Netzwerk der mittleren Schicht in Zusammenhang. Wie gesagt, wird dieser Zustand der beiden Zellen 23 und 24 oft angetroffen, bei anderen Zellen ist er mir aber nie begegnet.

Eine ganz merkwürdige funktionelle Struktur derselben Zelle 24 ist mir, allerdings nur in einem Präparate, zu Gesicht gekommen. Der erste Gedanke ist natürlich der, daß es sich um einen pathologischen Zustand oder ein Artefakt handeln könne. Beides wird aber sofort dadurch ausgeschlossen, daß die gleiche Struktur in der linken wie rechten Zelle 24 des Tieres sich vorfindet. Wir werden darauf noch zurückzukommen haben. Die quergeschnittene Zelle ist in Fig. 54 dargestellt, die feinere Plasmastruktur in der Figur nicht ausgeführt. Es fällt sogleich auf, daß die typischen Tigroidzonen fehlen. Von der inneren ist überhaupt nichts zu bemerken, und die äußere nur durch eine schwach dunkler gefärbte Zone angedeutet. In der mittleren Alveolenzone finden sich nun in dem abgebildeten Schnitt an drei Stellen eigenartige, intensiv gefärbte Knäuel. Sie bestehen aus dicht aufgewundenen Fäden, die in ihrem ganzen Aussehen an Chromosomen erinnern. Besonders deutlich ist das Bild des untersten Fadenknäuels, aus dem einige Fadenenden herausragen. Was bedeuten nun die merkwürdigen Gebilde? Auf den ersten Blick möchte man sie wohl nicht mit der Tigroidsubstanz identifizieren, und doch zweifle ich nicht, daß es geschehen muß. Wir werden alsbald erfahren, daß es eine Zelle gibt, in der das Tigroid überhaupt nur in ähnlicher Form vorkommt und dort die Homologie begründen. Ich bemerke nur noch, daß alle anderen Zellen der Serie durchaus normal und typisch strukturiert sind.

Ein eigenartiger Typus funktioneller Struktur kommt endlich bei den großen unipolaren Zellen des Bauchganglion vor. Am häufigsten fand ich ihn in der unpaaren Zelle 16, aber auch in den anderen Zellen des Ganglion wird er bisweilen gefunden. Die Fig. 33 (von einem besonders kleinen Tier) zeigt ihn uns für Zelle 16. Das Charakteristische des Typus ist einmal, daß der ganze Plasmaleib

ziemlich gleichmäßig das Tigroid enthält, wenn es auch in der Außenzone dichter liegt und sodann die Struktur der chromatophilen Substanz. Sie besteht nämlich aus annähernd runden Schollen, die in der Mitte einen hellen Fleck zeigen, was so zu interpretieren ist, daß es sich um Kugeln handelt mit chromatischer äußerer Schale und nicht färbbarem Kern. Auch dieser getigerte Typus erwies sich in meinen vielen Hunderten von Präparaten als auf die Zellen des Ganglion ventrale beschränkt.

Hier ist nun eine merkwürdige und höchst interessante Tatsache zu verzeichnen, die oben schon kurz erwähnt wurde, nämlich die Symmetrie der Funktionszustände. Bei paarig im Nervensystem vorhandenen Zellen, und das ist ja, wie der I. Teil meiner Untersuchungen lehrt, bei den meisten der Fall, zeigt stets die rechte Zelle denselben Tigroidzustand wie die linke. In allen Präparaten, in denen die Zelle 23 den Zustand der Fig. 34 aufweist, ist es bei beiden Zellen der Fall; hat eine der Zellen des Ganglion ventrale den getigerten Typus, so hat ihn sicher auch ihre symmetrische Schwester und der merkwürdige Fall der Fig. 54 betraf ja auch die beiden symmetrischen Zellen. Die Tatsache scheint mir sehr interessant, weil aus ihr hervorgeht, daß der Symmetrie im Bau des Nervensystems eine Symmetrie der Funktion entspricht. Und weiter geht daraus hervor, daß die einzelne Ganglienzelle, resp. ein Paar, eine ganz spezifische, streng lokalisierte Funktion erfüllen muß, das, was Nissl früher einmal als Gesetz der spezifischen Ganglienzellfunktion präzisiert hat. Die hier dafür beigebrachten Tatsachen scheinen übrigens in gleicher Weise auch für andere Tiere zuzutreffen; denn Apáthy (1907) scheint bei Hirudineen ähnliches beobachtet zu haben, doch liegt seine Publikation darüber bis jetzt noch nicht vor.

Ich erwähnte bereits oben, daß eine besonders merkwürdige Tigroidstruktur der Zelle 25 zukommt. Diese Zelle nimmt durch ihre gesamte Struktur eine isolierte Stellung im ganzen Nervensystem ein. Diese Besonderheit drückt sich auch in ihrer Tigroidanordnung aus. In den meisten Präparaten findet man von solchem keine Spur, die Zelle besteht vielmehr nur aus lockerem, schwach färbbarem Plasma. Nur hier und da (das sind immer noch Dutzende von Präparaten) trifft man die folgende Struktur an, selbstverständlich wieder dann in den beiden symmetrischen Zellen. Im Plasma, und zwar stets außerhalb der grobschaumigen inneren Alveolenzone, findet man verschlungene Fäden, die scharf konturiert sind und etwa wie Chromosomen aussehen. Manchmal sind es nur wenige solche Fadenstückchen, wie Fig. 46 es zeigt, oder ein längerer Faden und einige kleinere Stücke liegen vor (Fig. 51). Dann kommt es aber auch vor, daß die ganze Zelle erfüllt ist von den feinen Fadenbildungen. Es ist dann nicht zu entscheiden, ob es sich um mehrere gesonderte Fäden oder aber um einen langen, nur vom Messer zerschnittenen Faden handelt. Fig. 53 zeigt drei aufeinanderfolgende Schnitte durch

eine solche fadenreiche Zelle, ebenso Fig. 55 durch eine andere. Mikrophotogramm 119 zeigt endlich denselben Schnitt, der in Fig. 51 gezeichnet ist. Da aber wegen der eigentlich zu photographierenden Nachbarzelle auf eine andere Ebene eingestellt werden mußte, so sieht man nicht genau das gleiche Bild, aber die eine große Fadenschlinge ist deutlich sichtbar.

Es frägt sich nun, ob wir wirklich das Recht haben, die Fadenbildungen mit der Tigroidsubstanz zu identifizieren. Chemisch zweifellos nicht, wie z. B. daraus hervorgeht, daß die Fäden mit Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzt werden, was die Tigroidsubstanz nicht in dem Maße tut, ferner, daß sie bei Vergoldung sich viel intensiver tingieren als das Tigroid, wie das Mikrophotogramm Fig. 119 gut vergleichen läßt. Andererseits können wir es aber als sicher betrachten, daß es sich um eine Substanz handelt, die bei der Funktion der Zelle irgendeine Rolle spielt. Das Recht zu dieser Annahme gibt uns der morphologische Vergleich. Ich habe früher (1904) gezeigt, daß in besonders lebhaft funktionierenden Gewebszellen der Nematoden merkwürdige fädige Strukturen vorkommen, die ich unter dem Begriffe des Chromidialapparates zusammenfaßte. Diese sind aber absolut identisch mit den verschlungenen Fäden der Zelle 25. Für den morphologischen Vergleich scheint mir die ohnedies variable chemische Zusammensetzung ziemlich irrelevant zu sein, so daß ich glaube, auch in dieser abweichenden Gestalt die Funktionssubstanz als Tigroid bezeichnen zu dürfen.

Es ist zum Schluß dieses Abschnittes noch mit einigen wenigen Worten auf die bisher nicht erwähnte Literatur über das Tigroid einzugehen. Bekanntlich ist es in erster Linie bei den Wirbeltieren studiert worden, während es für die Wirbellosen noch recht wenig ausführliche Angaben gibt. Nach meinen Erfahrungen kann es aber keinem Zweifel unterliegen, daß es in den Ganglienzellen aller Tiere vorkommt und im wesentlichen überall identisches Verhalten zeigt. Sein Bau, Herkunft und Funktion hat zu einer ganzen Anzahl Kontroversen geführt, die noch nicht entschieden sind. Ein erster Punkt betrifft sein topographisches Verhältnis zu den übrigen Zellbestandteilen. Einige Autoren, wie z. B. LUGARO (1895), meinen, das Tigroid läge an Stellen der Zelle, die vom Protoplasmanetz freigelassen werden, während andere wie CAJAL, VAN GEHUCHTEN die chromatophile Substanz den Plasmamaschen eingelagert sein lassen. Meines Erachtens ist eine Diskussion darüber überhaupt überflüssig, denn vom Standpunkt der allgemeinen Zellenlehre ist überhaupt nur die letztere Art möglich. Meine eigenen Beobachtungen zeigen natürlich auch diese Art der Einlagerung in die Alveolenwände des Wabenwerks. Eine schwierigere Frage ist die nach dem Verhalten des Tigroids zu den Neurofibrillen. Bekanntlich hatte BETHE (s. bei 1903) festgestellt, daß Fibrillenbild und Tigroidbild sich zueinander wie Positiv und Negativ verhalten, das Tigroid also die Stellen einnimmt, die die

Fibrillen freilassen. Die neueren Autoren mit CAJAL an der Spitze nehmen aber an, daß sekundäre Fibrillen, die die primären verbinden, das Tigroid durchsetzen. Ich muß mich in dieser Frage auf Seite BETHEs stellen. Hier bei Ascaris entspricht das Verhalten so sehr der BETHEschen Annahme, daß man vielfach aus dem Tigroidbild mit Sicherheit das Verhalten der Neurofibrillen ablesen kann, die in den tigroidfreien Zonen verlaufen. Ich glaube aber auch, daß für die Wirbeltiere BETHE im Recht ist. Fast alle entgegenstehenden Angaben beruhen auf CAJAL-Präparaten, die, wie ich weiter unten zeigen werde, die Neurofibrillen nicht rein darstellen, sondern sie mit anderen Zellbestandteilen verquicken lassen, nicht Artefakte, wohl aber Trugbilder liefern.

Ein zweiter Punkt betrifft die Herkunft des Tigroids. Einige Forscher, z. B. SCOTT (1899), COLLIN (1906), lassen es in embryonalen Stadien aus dem Kernchromatin entstehen, während andere, z. B. MARINESCO (1899), ihm plasmatischen Ursprung zuschreiben. Ich besitze keine persönlichen Erfahrungen in der Frage, muß mich aber aus allgemeinen, vergleichend-morphologischen Erwägungen, die sogleich deutlich sein werden, auf Seite der Anhänger des Kernchromatinursprungs stellen.

Die dritte Frage ist die nach der Funktion des Tigroids. Trotz vieler kleiner Meinungsverschiedenheiten herrscht doch im wesentlichen Einigkeit darüber, daß es sich um eine Substanz handelt, die bei der Funktion der Zelle eine wesentliche Rolle spielt. Sie ist nach den einen eine Nährsubstanz, bestimmt, die bei der Funktion verbrauchten Stoffe wieder zu ersetzen, vielleicht auch vergleichbar einer Verbrennungssubstanz. Oder es ist eine Substanz, die die potentielle Energie der Zelle enthält und es ist ihr ermöglicht, auf schwachen Reiz kräftig zu antworten. Oder es ist eine sich immer wieder zersetzende und aufbauende Substanz, die dadurch den Nervenstrom erzeugt. Also im wesentlichen identische Anschauungen. Es frägt sich nur, ob die Tigroidsubstanz ein Specificum der Nervenzellen darstellt, oder ob sie sich nicht Substanzen vergleichen läßt, die in anderen Zellarten eine Rolle als Funktionssubstanz spielen. PRENANT (1899) hat wohl allein auf breiterer Basis einen solchen Vergleich gewagt, indem er das Tigroid dem von ihm so genannten Ergastoplasma der Drüsenzellen vergleicht. Die Nervenzelle ist eine Art von Drüsenzelle, die den Nervenstrom sezerniert und ebenso wie die Drüsenzelle durch ihr „protoplasme supérieur" zu ihrer Tätigkeit befähigt wird, ebenso auch die Ganglienzelle durch ihr jenem homologes Tigroid. Prinzipiell halte ich PRENANTs morphologischen Vergleich für völlig richtig. Ich stehe auf dem Standpunkt meiner Lehre vom Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Diese besagt ganz allgemein, „daß alle lebhaften Stoffwechselvorgänge sowohl wie formativen Tätigkeiten der Zelle eingeleitet werden durch Austritt von Kernchromatin ins Plasma, wo dann das Chromatin

entweder direkt durch chemische Umwandlung oder indirekt durch Lieferung der bei seinem Zerfall frei werdenden Energie den betreffenden Stoffwechsel- oder formativen Vorgang ermöglicht. Also jede Herstellung von spezifischen Zellprodukten, wie Drüsensekret, Eidotter, Pigment, Materialien zur Bildung von Skelett-, Myo-, Neurofibrillen, ist in dieser oder jener Weise auf eine Chromidienbildung zurückzuführen. Eine selbstverständliche Folge dieser Anschauung ist, daß die Chromidien nur direkt nach ihrem Austritt Chromatin darstellen, nachher aber je nach ihrer Funktion gründlichere oder geringere chemische Umwandlungen und Abbau erfahren. Für die vergleichend-morphologische Betrachtung ist die sekundäre chemische Beschaffenheit gleichgültig." Ich glaube, daß diese Anschauung, die eine wesentliche Vereinfachung der Zellbiologie darstellt, durch überreiches Tatsachenmaterial wohl gestützt ist (s. GOLDSCHMIDT 1904, 1909). Nun wissen wir tatsächlich, daß das Tigroid ein den Nukleoproteiden sehr nahestehender Körper ist, daß es nach SCOTT und COLLIN aus dem Kernchromatin entsteht und eine bei der Funktion der Zelle mitarbeitende Substanz ist. Damit ordnet es sich aber ohne weiteres dem Begriff des Chromidialapparates ein. Es bietet dabei nicht die geringste Schwierigkeit, wenn es sich nur einmal im Leben aus dem Kern bildet und im übrigen nach Verbrauch sich wieder aus sich selbst regeneriert. Es sei zum Vergleich nur an das Chromidialnetz der Thalamophoren erinnert, das mit dem Tier wächst, ja selbständig Reservestoffe speichert. Schließlich läßt sich noch zu gunsten jener Idee darauf hinweisen, daß in den Ascarisganglienzellen das Tigroid ja jene merkwürdige Schleifenform annehmen kann, die als besonders charakteristisch für den Chromidialapparat betrachtet werden kann. Das Tigroid ist also nicht eine Besonderheit der Ganglienzellen, sondern der spezifische Ausdruck einer allen Zellen zukommenden allgemeinen Gesetzlichkeit.

γ) Andere Plasmaeinschlüsse.

Nur wenige andere Arten von Plasmaeinschlüssen werden in den Ascarisganglienzellen gefunden. Weder gibt es Trophospongien oder Saftkanälchen, noch Pigment oder Fett; auch das Glykogen, an dem der Ascariskörper sonst so reich ist, fehlt. HELDs Neurosomen kann man wohl sehen, wenn man so die feinen Körnchen bezeichnen will, die da liegen, wo drei Wabenwände zusammenstoßen. Doch ist das nichts weiter Merkwürdiges, denn diese Körnchen finden sich bekanntlich in jedem plasmatischen Wabenwerk, verdienen also auch keinen besonderen Namen. Bemerkenswert sind nur zwei Arten von Einschlüssen. Die einen sind ausschließlich auf die Sinneszellen 68—78 beschränkt. Es sind stark siderophile Substanzen, die nur mit Eisenhämatoxylin, das sie intensiv schwärzt, schön darzustellen sind. In Goldpräparaten zeigen sie eine blaßrote Tinktion. Sie treten auf in Form kleiner Körnchen oder häufiger als kleine gerade Stäbchen,

die den Eindruck von Kristallnadeln machen. Ich finde sie stets in der Nähe des Kerns, wie die Abbildungen 39 und 41 illustrieren. Man möchte natürlich zuerst an Kunstprodukte denken. Dagegen spricht aber ihr fast konstantes Auftreten und die ausschließliche Lokalisation auf diese wenigen Zellen. Ich möchte deshalb eher glauben, daß es spezifische Stoffwechselprodukte sind. Es hat das insofern Interesse, als es zeigt, daß eine spezifische Nervenfunktion mit spezifischen chemischen Prozessen Hand in Hand geht und es ist verführerisch, daraus einen Kausalnexus zu konstruieren.

Die zweite Art von Einschlüssen erscheint auf den ersten Blick noch viel merkwürdiger. Es sind kugelige oder polygonale Körper von komplizierter Struktur, die im Plasma der Ganglienzellen wie der Nervenfasern bisweilen vorkommen. Fig. 104, 104a, 105 geben einen Begriff von ihrem Aussehen, doch können sie noch in hundert anderen Formen erscheinen. Die Körper sind stets mit allen Farbstoffen sehr intensiv gefärbt, in ihrer Lage ganz inkonstant und meist in einer Zelle oder Faser mehrfach vorhanden. Wenn man einen Körper wie in Fig. 104a abgebildet, betrachtet, kommt man wohl auf die Idee, daß es sich um Sphären mit Centrosom oder Centrotheka handle, besonders wenn die innere Zone eine radiäre Struktur hat. Es ließen sich in der Tat leicht aus der Literatur ganz identische Bilder von Sphären daneben stellen. Was bedeuten nun diese eigenartigen Körper? Ich bin nicht der erste dem sie begegnen. ROHDE (1904) fand sie im Nervensystem von *Tethys* in verschiedensten Zuständen vor, sprach sie als Sphären an und entwickelte einen ganzen Lebensgang der Sphären, die wie Parasiten in der Zelle leben, aus- und einwandern sollen usw. In einem Referat über diese Arbeit sprach ich die Vermutung aus, daß es sich um Niederschläge handle, die durch Sublimatfixierung hervorgerufen seien. ROHDE (1904) bestritt dies aber energisch. Seitdem hat CESA-BIANCHI (1906) der Beschreibung derartiger Gebilde aus verschiedenen Geweben, ja dem Blut, umfangreiche Arbeiten gewidmet, ohne ihre Natur klären zu können. Für mich kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß es sich um Fixierungsprodukte handelt. Ihr Zustandekommen ist aber schwer zu erklären. Meine ursprüngliche Idee der durch Sublimat hervorgerufenen Niederschläge kann ich nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten. Zwar findet man die Bildungen vorzugsweise in Sublimatmaterial, aber auch in CAJAL-Präparaten begegnen sie mir, so daß ich jetzt dazu neige, überhaupt Metallsalze verantwortlich zu machen. Merkwürdig bleibt allerdings ihr Auftreten im Nervensystem. Ich fand sie zwar auch gelegentlich, aber sehr selten, in anderen Zellen, wie Fig. 108, 109 von den sogenannten Arkadenzellen beweisen. Meist sind sie aber auf das Nervensystem konzentriert, ja es kommt sogar vor, daß nur eine bestimmte Nervenfaser sie enthält. Eine Handhabe geben vielleicht die Beobachtungen von ROHDE und

CESA-BIANCHI, in deren Präparaten die Gebilde eine ausgesprochen radiäre Struktur besaßen. Nun hat BÜTSCHLI (1898) die interessante Tatsache festgestellt, daß gewisse Substanzen, die in verschiedener Weise kristallisieren, dann Sphärokristalle bilden, wenn man sie in viskösen Flüssigkeiten auskristallisieren läßt. Unsere Bildungen machen aber genau den Eindruck von Sphärokristallen und die Bedingung der viskösen Flüssigkeit ist ja im Nervensystem in eklatanter Weise gegeben. Ich glaube daher, daß es sich um auskristallisierte Verbindungen von Metallsalzen mit Myelin oder Metallalbuminate handelt. Sicher ist jedenfalls, daß es Fixierungsprodukte sind.

In die gleiche Kategorie gehören merkwürdige kugelige oder eiförmige, homogene und stark färbbare Körper, die gelegentlich in Ganglienzellen liegen, wie Fig. 35 zeigt. Hier bin ich allerdings nicht sicher, ob es nicht doch Stoffwechselprodukte sind, da sie eine gewisse Aehnlichkeit mit solchen aus dem Darmepithel besitzen. Schließlich seien auch merkwürdige Halbkugeln erwähnt, die am Rand von Nervenfasern so liegen, daß die benachbarte Faser die andere Halbkugel enthält. Fig. 110 zeigt die Bildung, die mir gänzlich unverständlich ist und entweder in einem Objekt sehr häufig oder gar nicht auftritt.

b) Der Kern.

Der Kern der Ganglienzellen zeigt im allgemeinen nichts, was irgendein besonderes Interesse erforderte. Er zeigt, wie aus den verschiedenen Abbildungen hervorgeht, eine distinkte Kernmembran, ein Lininnetz und chromatische Binnenkörper oder Nukleolen. Im einzelnen variiert die Struktur sehr, ohne daß sich bestimmte Regelmäßigkeiten aufdecken ließen. Das Lininreticulum ist bald grobmaschig, bald engmaschig, bald sind ihm regelmäßig chromatische Körnchen eingelagert, bald sind sie spärlich. Ebenso kann unter der Kernmembran liegendes peripheres Chromatin vorhanden sein oder fehlen. Nukleolen sind immer vorhanden, bald ein einziger, was bei den kleinen Zellen die Regel ist, bald ein großer und mehrere kleine, oder zahlreiche verschieden große. Ich will mich mit der Beschreibung aber nicht länger aufhalten, da das Dinge sind, die ja bei allen Gewebszellen ebenso vorkommen. Nur eine einzige Struktureigentümlichkeit verdient eine besondere Erwähnung. Sie kommt aber ausschließlich bei der Zelle 37 vor, für die sie durchaus charakteristisch ist. In einer alten Abbildung ROHDES, die aus der gezeichneten Struktur sofort als auf die Zelle 37 bezüglich erkannt werden kann, findet sich das Betreffende bereits wiedergegeben. Es sitzt nämlich, wie Fig. 36 zeigt, dem Kern auf einer Seite eine dichte chromatische Kappe an, die undeutlich vakuolisiert erscheint. Es ist schwer, sich über die Bedeutung der Struktur, die bei jeder Fixierung und Färbung auftritt, ein

Bild zu machen, ebensowenig wie ich mit Sicherheit sagen kann, ob die Kappe innerhalb oder außerhalb der Kernmembran liegt. Etwas Analoges ist vielleicht in den der Kernmembran anliegenden linsenförmigen Nukleolen der Hirudineen gegeben und daraus läßt sich wohl eine Vorstellung bilden, daß die Substanz irgendeine Rolle bei den Beziehungen zwischen Kern und Cytoplasma spielt. Weiteres läßt sich aber zunächst nicht darüber sagen.

c) Die Neurofibrillen.

Das Strukturelement der Ganglienzelle, das augenblicklich das größte Interesse erfordert, sind die Neurofibrillen. Für *Ascaris* sind sie innerhalb der Ganglienzelle bisher noch nicht beschrieben worden, denn wie schon oben erwähnt, hat DEINEKA, der sie gesehen zu haben glaubt, sie mit dem plasmatischen Wabenwerk verwechselt. Bevor ich zu ihrer Beschreibung übergehe, muß ich ein wenig auf die Technik eingehen. Wenn ich auch auf dem Standpunkt stehe, daß die im Augenblick beliebte Ueberschätzung der Technik ein Unglück für die histologische Wissenschaft ist, so hat doch gerade in der Geschichte der Neurofibrillen die Technik eine solche Rolle gespielt und spielt sie immer noch, daß man sich über ihre Tragweite klar sein muß.

α) Technik.

Ich habe im Laufe der 9 Jahre, die ich mich mit dem Gegenstand beschäftige, die meisten der bekannteren Fibrillenmethoden angewandt. Resultate wurden dabei erzielt mit den Methoden von APÁTHY, BETHE, WOLFF-BIELSCHOWSKY und CAJAL. Die ersteren wurden genau nach der Vorschrift ausgeführt; für CAJAL-Präparate benutzte ich zum Schluß folgendes Verfahren: 48 Stunden Fixieren in Ammoniakalkohol, 6 Tage 10-proz. Silbernitrat im Brutschrank, 24 Stunden Hydrochinon oder Pyrogallolformol, Einbetten. Die Schnitte wurden nachvergoldet, und zwar 20 Minuten in $^1/_{10}$-proz. Goldchlorid mit nachfolgender $^1/_2$-stündiger Fixierung in 5-proz. Fixiernatron. Für die Untersuchung ist nun die Hauptfrage, wie die verschiedenen Methoden zu bewerten sind. Die Antwort ist ganz verschieden für die Nervenfasern und Ganglienzellen. Für die Nervenfasern sind die vier obigen Methoden annähernd gleichwertig. CAJAL hat den großen Vorteil, am leichtesten zu gelingen, aber ich habe gefunden, daß man nie ganz sicher sein kann, ob auch alle Fibrillen imprägniert sind. APÁTHYs Methode ist in dieser Beziehung entschieden vorzuziehen, ebenso BETHEs Toluidinmethode, nur haben die beiden letzteren leider den Nachteil, so schwer zu gelingen. Im wesentlichen sind aber die an den Nervenfasern erhaltenen Resultate einander so gleich, daß man sicher sein kann, daß die Bilder der Wirklichkeit

entsprechen. Schwieriger liegt aber der Fall bei den Ganglienzellen. Meines Erachtens kann hier bis jetzt keine Methode mit der APÁTHYschen Vergoldung konkurrieren. Allerdings, sie gelingt selten und erfordert deshalb viel Geduld. Wenn sie aber gelingt, dann sind die Präparate denen der CAJALschen Methode unendlich überlegen. Vor allem erlaubt die Vergoldung eine vorherige tadellose Fixierung. Es sind deshalb in den Zellen nicht nur die Fibrillen ordentlich erhalten, sondern man hat überhaupt ein einwandfreies Präparat vor sich. Sodann gibt die Goldmethode gleichzeitig die schönsten Bilder von der übrigen Zellstruktur wie von der Glia, so daß auch Präparate, in denen die Fibrillenfärbung nicht geglückt ist, immer noch brauchbar sind. Das hat auch den Vorzug, daß man gezwungen wird, die Zellstrukturen mit zu studieren und so vor manchen Täuschungen bewahrt wird. Außerdem sind aber die Fibrillen, wenn dargestellt, absolut rein tingiert und Verwechslungen mit anderen Zellbestandteilen ausgeschlossen. All dies trifft aber für die so bequeme und zuverlässige CAJAL-Methode nicht zu. Ich bin vielmehr zur Ueberzeugung gekommen, daß diese Methode eine sehr kritische Anwendung verlangt, um zu sicheren Resultaten zu führen. Ich glaube darüber besonders gut urteilen zu können, weil ich durch die Gunst des Objektes in der Lage bin, ein und dieselbe Zelle bei Anwendung der verschiedenen Methoden zu vergleichen. Eines der wesentlichen Resultate, die mit der CAJALschen und verwandten Methoden erzielt wurden, ist das Vorhandensein von sekundären Fibrillen, die die primären quer verbinden und so vielfach Netze herstellen, wo man vorher nur einfache Fibrillen gesehen hatte. Nun betrachte man einmal die in Fig. 29 wiedergegebene Zelle 36 im Plasmabild. Der Zelle sieht man ohne weiteres an, daß das aus den beiden Fortsätzen eintretende Fibrillenbündel innerhalb der hellen, chromatinfreien mittleren Alveolenzone durch die Zelle hindurchlaufen wird. APÁTHY-Präparate bestätigen das auch, wie Fig. 102, 103 zeigen. Betrachtet man aber ein CAJAL-Präparat, so findet man die Zelle erfüllt von einem schwarzen Netzbild (Fig. 95), das kontinuierlich in das Neurofibrillenbündel des Fortsatzes übergeht. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Mehrzahl der Neurologen dies Bild als Neurofibrillengitter beschreiben würden. Der Vergleich mit Fig. 29 zeigt sofort aber, daß das Silbernitrat einfach das plasmatische Wabenwerk imprägniert hat. Die Fibrillen sind allerdings auch imprägniert. Man sieht sie seitlich in der Zelle als zwei dickere Stränge ziehen, aber sie sind von den Plasmawaben nicht zu unterscheiden. Und das ist der Hauptvorwurf, den man der sonst so angenehmen Methode machen muß: sie imprägniert auch die Plasmaalveolen. Zum Beweise habe ich noch ein paar weitere Abbildungen gegeben. Fig. 94 gibt ein CAJAL-Bild der Zelle 8. Die äußere und innere Alveolenschicht haben sich mit dem Silbernitrat geschwärzt, ebenso ein Netzwerk der mittleren Schicht; das sind aber alles nur Plasma-

strukturen, denn die Neurofibrillen verlaufen ganz anders. Auch von einer kleinen Zelle ist in Fig. 96 ein CAJAL-Bild reproduziert, der Zelle 52. Fig. 85 zeigt das reine Neurofibrillenbild der gleichen Zelle im APÁTHY-Präparate. Der Vergleich lehrt, daß im CAJAL-Präparat die radiären Wände großer Alveolen mit imprägniert sind, auch die einiger kleinen Alveolen unterhalb des Kerns, so daß man überhaupt nicht anzugeben imstande ist, was Fibrillen sind und was nicht. Das gleiche kann man übrigens auch aus anderen Gewebselementen illustrieren, besonders schön für die Muskelzellen. Diese besitzen ein besonders schön wabiges Plasma, in dem feine Skelettfibrillen verlaufen, die den Neurofibrillen sehr gleichen. Die CAJALsche Methode imprägniert nun beide Bestandteile in gleicher Weise, so daß man bei nicht genügender Vorsicht auch das Muskelzellplasma von einem Neurofibrillengitter erfüllt sein lassen könnte. In Fig. 99 ist ein Stück eines so behandelten Muskelplasma abgebildet. Man sieht das schwarze Netzwerk, dessen Wabennatur hier besonders gut dadurch zu illustrieren ist, daß der Wabeninhalt von Glykogenkugeln erfüllt ist. Unten erkennt man eine Reihenanordnung der Waben, die daher rührt, daß hier in den Wabenwänden die Fibrillen verlaufen. Beides ist aber nicht voneinander zu unterscheiden. Es folgt aus alledem aber, daß man in der Beurteilung von Ganglienzellbildern nach der CAJALschen Methode äußerst kritisch verfahren muß und erst das, was man sieht, als Neurofibrillen ansprechen darf, wenn man genaue Vergleiche mit nach anderen Methoden erhaltenen Bildern anstellte. Vor allem sollte, was eigentlich selbstverständlich ist, aber so viel versäumt wird, kein CAJAL-Bild studiert werden, ehe die Plasmastruktur, das Tigroid usw. der betreffenden Zelle genau untersucht ist. Damit soll übrigens nicht gesagt sein, daß man mit der CAJALschen Methode nicht auch reine Fibrillenbilder in den Zellen erhalten kann. Es hängt das eben sehr vom Plasmabau ab. In kleinen Ganglienzellen von Ascaris konnte ich z. B. auch gute und einwandfreie Fibrillenbilder erhalten, wie Fig. 97, 98 illustrieren. Auch die Hirudineenzellen scheinen in der Hinsicht günstig zu sein.

Das, was hier ausgeführt wurde, ist nun durchaus nicht etwa neu, es wurde vielmehr von verschiedener Seite schon darauf hingewiesen, wenn es auch immer wieder vergessen wird. Schon CAJAL selbst hat angenommen, daß das von ihm dargestellte Netz in den Regenwurmganglienzellen mit dem Spongioplasmanetz (gleich Wabenwerk) identisch ist. JÄDESHOLM (1905) weist darauf hin, daß die Neurofibrillenbilder nach der BETHEschen Methode viel mehr der Wirklichkeit entsprechen als im CAJAL-Präparat. APÁTHY (1908) schreibt in bezug auf CAJALS Bilder: „Andere Figuren tragen den unverkennbaren Stempel der künstlichen Aenderung der natürlichen Anordnung, namentlich der stellenweisen Verklebung der Neurofibrillen oder der Verwechslung von feineren Neurofibrillen mit ebenfalls gefärbten Wabenwänden des Zellkörperprotoplasmas an sich." LEGENDRE

(1909) geht sogar so weit, generell zu erklären, daß das Neurofibrillengitter ein Silberbild des Spongioplasmanetzes ist, was sicher für viele Beschreibungen solcher Netze auch zutrifft.

Ich werde mich im folgenden Abschnitt also nahezu ausschließlich auf APÁTHY-Präparate stützen. In den zugehörigen Abbildungen habe ich aber darauf verzichtet, den natürlichen Farbton zu reproduzieren, den ja ohnehin ein jeder kennt. Die Färbungsintensitäten sind einfach mit den entsprechenden Intensitäten von schwarz wiedergegeben. Leider hat der Lithograph die Fibrillenbilder sehr schlecht wiedergegeben, vor allem sie nicht richtig schwarz aus dem Plasma vortreten lassen, wie es in den Zeichnungen und Präparaten der Fall ist.

β) Die Zellen vom Zentralkapseltypus.

Im Ascarisnervensystem kommt ein Typus der Neurofibrillierung vor, wie er bisher noch niemals beschrieben wurde und der theoretisch von der größten Bedeutung ist. Wir wollen ihn aus gleich ersichtlichen Gründen den Zentralkapseltypus nennen. Er ist vor allem der Typus der kleinen Zellen, die in überwiegender Mehrzahl ihm folgen. Dort charakterisiert er die unipolaren Zellen, findet sich aber auch bei einigen Typen von bipolaren. Von größeren Zellen zeigt ihn nur die mittelgroße unipolare Zelle 25. Mit der Beschreibung der letzteren wollen wir beginnen, denn bei ihrer Größe zeigt sie die typischen Verhältnisse am deutlichsten. Eine kleine Komplikation wird allerdings dadurch gegeben, daß sie dem Typus der radiär gestreiften Zellen angehört.

Wir haben bereits den Bau der Zelle kennen gelernt, gesehen, daß um den Kern eine grobschaumige innere Alveolenschicht sich findet und daß die Zelle ganz frei ist von Tigroidsubstanz in gewöhnlicher Form. Schon in gewöhnlichen Präparaten sieht man nun gelegentlich, daß die innere Alveolenschicht durch eine viel schärfere Linie von der äußeren abgesetzt ist, als es gewöhnlich der Fall ist. Der Grund wird an guten Fibrillenpräparaten klar, und zwar sind die Bilder vollständig übereinstimmend für APÁTHY-, BETHE- und CAJAL-Präparate. Die Grenze der beiden Schichten wird nämlich eingenommen durch eine merkwürdige Membran, die ich deshalb als Zentralkapsel bezeichnen will, weil sie in analoger Weise Ekto- und Entoplasma voneinander trennt, wie die Zentralkapselmembran der Radiolarien. In einem Querschnitt der Zelle erhält man meist das in Fig. 48 wiedergegebene Bild. Die Membran liegt hier etwa in der Mitte des Plasmas und umgibt den Kern mit einem völlig geschlossenen Ring. Nach dem Entoplasma zu erscheint sie stets mit einer haarscharfen Kontur abgesetzt, der eigentlichen Membran. Ihr liegt nach außen eine dichte, intensiv gefärbte Substanz auf, die außer einer äußerst feinen Körnelung keinerlei Struktur erkennen läßt. Sie bedeckt die Kapselmembran aber nicht allseitig, sondern in der abge-

bildeten Zelle nur auf den zwei Längsseiten des Ovals. Dieses Bild findet man nun im wesentlichen immer wieder. Es variieren nur der Durchmesser der Kapsel und Masse und Anordnung der körnigen Substanz. So liegt in Fig. 51 die Membran ziemlich dicht am Kern und die körnige Substanz fehlt. Ein mittleres Verhalten zeigt vielleicht die in Fig. 52 nach einem Toluidinpräparat wiedergegebene Zelle. Sehr große Mengen der körnigen Substanz zeigen die Figuren 46 und 49. Auf Fig. 47 werden wir sogleich zurückkommen. In sehr vielen Präparaten erscheint nun die Kapsel nicht völlig geschlossen, sondern auf einer Seite offen, so daß im Schnittbild die Figur eines Hufeisens entsteht; Fig. 50 gibt dies sehr charakteristische Bild wieder, außerdem ist es aus dem Mikrophotogramm Fig. 122 der gleichen Zelle zu erkennen. In letzterem konnte natürlich nur eine Ebene wiedergegeben werden, es wurde daher auf den in der Figur verdickten Rand des Hufeisens eingestellt, wobei der gegenüberliegende unscharf ist. Daß auch die CAJAL-Methode das gleiche Bild ergibt, wenn auch nicht so elegant gefärbt, zeigt das Photogramm Fig. 124. Wie kommt nun das Hufeisen zu stande, ist es eine Variation der geschlossenen Zentralkapsel? Ich glaube nicht. Vielmehr scheint mir das Hufeisen immer vorhanden zu sein, d. h. die Zentralkapsel stets an einer Seite offen zu sein. Wenn diese Oeffnung nicht gar zu groß ist, müssen aber die meisten Schnitte so treffen, daß das Bild einer geschlossenen Kapsel erscheint und nur Schnitte, die zufällig die längsovale Oeffnung der Länge nach treffen, geben das Hufeisenbild.

Weshalb ist nun die Kapsel hier im Zusammenhang mit den Fibrillen behandelt? Es hat sich die wichtige Tatsache ergeben, daß die Zentralkapsel in Kontinuität mit den Neurofibrillen ist. In dem Stiel der unipolaren Zellen finden sich typisch zwei Neurofibrillen, die in dem charakteristischen leicht geschlängelten Verlauf die Achse des Fortsatzes durchsetzen Fig. 46 zeigt das deutlich, in Fig. 47 ist die eine Fibrille ganz sichtbar, die andere abgeschnitten, in Fig. 49 ist nur eine Fibrille zu erkennen. Diese Fibrillen laufen nun geradenwegs auf die Zentralkapsel zu und verschmelzen mit ihr. In Fig. 46 sieht man sie einfach in der dort besonders gut entwickelten körnigen Substanz enden. In Fig. 47 ist dies bei der einen Fibrille auch der Fall, die andere aber, von der nur ein Stumpf im Schnitt getroffen ist, geht in einen Zipfel der körnigen Substanz über, man sieht sie aber deutlich an deren Rand bis zur Kapselmembran verlaufen. Dieselbe Zelle ist übrigens im Mikrophotogramm Fig. 123, allerdings nicht sehr gut, reproduziert. Es ist auf die Einmündung des letzteren Fibrillenstumpfes in die Kapsel eingestellt, die zweite Fibrille ist dabei nur undeutlich sichtbar, ebenso liegt der Kern in einer anderen Ebene. Endlich zeigt auch Fig. 49 die Fortsetzung der Fibrille längs der gekörnten Substanz bis zur Kapselmembran. Es unterliegt somit

keinem Zweifel, daß die — übrigens ja auch nur mit Fibrillenmethoden darstellbare — Zentralkapsel einen Teil des Neurofibrillenapparates bildet. Es sei schließlich noch bemerkt, daß das Bild in allen meinen Präparaten, und es sind deren sehr viele, stets das gleiche ist.

Nun fällt es in den Figuren 48, 49 und 50 auf, daß das Ektoplasma der Zelle eine radiärstreifige Anordnung hat, und dabei erinnern wir uns, daß die Zelle 25 ja zu den radiärgestreiften oder rhabdoten Zellen gehört. In Fig. 52 sind außen die beschriebenen radiär eindringenden Gliafäden zu sehen, da die Zelle in der Kapsel entlang den Fäden geschrumpft ist. Die Verhältnisse entsprechen, abgesehen davon, daß nicht der ganze Umfang der Zelle von den Gliafäden durchbohrt wird (s. o.), genau den eingehend für die Zelle 23 abgebildeten (Fig. 13, 14). An günstigen Präparaten nun, die sowohl die Kapsel, wie die Gliafäden zeigen, kann man sich davon überzeugen, daß die radiären Gliafäden an der Zentralkapsel inserieren. So läßt Fig. 48 das auf das Schönste erkennen, ebenso Fig. 50. Im zugehörigen Photogramm Fig. 122 sieht man deutlich am rechten Ende des Hufeisens radiäre Fäden inserieren, noch deutlicher in dem Photogramm Fig. 124 eines CAJAL-Präparates am Hufeisen rechts. Es besteht somit die Tatsache, daß die zum Neurofibrillenapparat gehörige Zentralkapsel zum Insertionspunkt für stützende Gliaelemente, die von außen in die Zelle eindringen, dient. Auf die Bedeutung dessen werden wir erst im allgemeinen Teil zu sprechen kommen

Es wurde schon oben gesagt, daß dieser Zentralkapseltypus für die meisten kleinen Zellen charakteristisch ist. Obwohl da im Prinzip stets das gleiche vor. liegt, sind doch im einzelnen kleine Differenzen vorhanden, die fast für eine jede Zelle typisch sind, so daß man viele Zellen schon an ihrem Neurofibrillenbild erkennen kann. Es hat aber wohl keine Bedeutung, nun eine jede einzelne Zelle des Typus zu besprechen, es seien vielmehr nur die hauptsächlichsten Formen abgebildet und beschrieben und begonnen mit den unipolaren Zellen.

Als einfachste und klarste Form kann wohl die Zelle 29 des Gangl. cephallater. int. zugrunde gelegt werden, die wegen der charakteristischen Art ihrer Befestigung am Ring leicht aufzufinden ist. Auf sie beziehen sich die Figuren 68 bis 72 und 76. In ihrem Nervenfortsatz — die Zelle hat eine charakteristische Birnform — sieht man gewöhnlich axial eine Neurofibrille verlaufen. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich aber stets, daß es in Wirklichkeit zwei sind, die nur ganz eng beieinander liegen und nur hier und da ein kleines Stückchen auseinanderweichen. Die Fibrille zeigt in dieser Zelle nie den sonst so typischen geschlängelten Verlauf, sondern ist stets völlig gestreckt, was wohl daher kommt, daß durch die Lage der Zelle eine Verkürzung des Fortsatzes ausgeschlossen ist. Die Fibrillen verlaufen nun geradenwegs auf den Kern zu, in dessen Nähe sie

in die Zentralkapsel münden. Diese ist eine sehr feine Membran vom gleichen Durchmesser wie die Neurofibrille, die allseitig den Kern umfaßt. Da dies auf allen Schnitten der Fall ist, so glaube ich nicht, daß sie, wie bei Zelle 25, irgendwie eine Oeffnung hat. Wenn man das Bild zum ersten Mal sieht, glaubt man, daß eine Täuschung vorliege, dadurch, daß der Kern etwas vom Plasma zurückgeschrumpft sei. Bald aber überzeugt man sich, abgesehen von dem Vergleich mit Zelle 25, daß das nicht der Fall sein kann. Erstens befindet sich zwischen Kapselmembran und Kern nicht ein Schrumpfraum, sondern Plasma, die deutliche innere Alveolenschicht, wie besonders die Figuren 68 und 69 zeigen, auch Phot. 116. Sodann ist die Kapselmembran auf das deutlichste verschieden von einem Plasmarand, der eine Vakuole begrenzt. Sie erscheint im optischen Schnitt als eine haarscharfe Linie, von der gleichen dunklen Tinktion, wie die Neurofibrille und erweckt den Eindruck einer zweiten Kernmembran. Daß es wirklich eine Membran ist, kann man an flächenhaften Anschnitten erkennen. Fig. 76a und b zeigt zwei aufeinanderfolgende derartige Schnitte. Besonders in Fig. 76a kann man deutlich den Membrancharakter der angeschnittenen Kapsel erkennen. Sie zeigt dabei eine äußerst feine, netzige Struktur, wohl den Ausdruck eines allerfeinsten Wabenwerks, vielleicht auch eines unendlich zarten Faserfilzes. Schließlich ist auch für die Richtigkeit der Interpretation, die sich auf zahlreiche, stets identische Bilder stützt, die Verbindung mit den Neurofibrillen beweisend. So sieht man in Fig. 71 die Kapsel nach dem Insertionspunkt der Fibrillen ausgezogen und in Fig. 72, die nur Kern und Zentralkapsel einer Zelle wiedergibt, wie in Fig 76a sieht man auf das Schönste den Uebergang der beiden Fibrillen in die Kapsel. Das Wesentliche ist also, daß die Neurofibrillen in eine Membran dicht beim Kern münden und eine weitere Neurofibrillierung der Zelle nicht besteht.

Ganz ähnlich wie in dieser Zelle 29 verhalten sich die Fibrillen in der Zelle 6 des Gangl. cephal. ventr., von der einige Abbildungen in den Figuren 77—80 und Photogramm Fig. 117 wiedergegeben sind. Ein Unterschied besteht nur in zwei Punkten. Einmal verläuft hier die Fibrille des Stiels, resp. die beiden dicht zusammengeklebten, nicht immer gerade, wie in Fig. 80, sondern oft geschlängelt (Fig. 77), ein Zeichen, daß der Stiel bei den Bewegungen des Tieres Verkürzungen und Verlängerungen ausgesetzt ist. Sodann liegt die Zentralkapsel ganz dicht der Kernmembran an, von ihr nur durch eine äußerst feine Wabenlage getrennt. Im Mikrophotogramm Fig. 117 habe ich versucht, die in Fig. 77 gezeichnete Zelle zu reproduzieren. Es ist auf den Uebergang der Fibrillen in die Kapsel eingestellt, so daß der Zellfortsatz mit den weiteren Windungen der Fibrillen nicht in der Bildebene liegt. Bei genauerem Zusehen kann man auch die Zentralkapsel erkennen; allerdings reicht so feinen Strukturen gegenüber die Photographie nicht aus, sie soll ja hier auch nur dazu dienen, die Zuverlässigkeit der

Zeichnungen möglichst zu bestätigen. Bemerkenswert ist schließlich noch, daß in der der Fig. 79 zugrunde liegenden Zelle von der Gabelungsstelle der zur Zentralkapsel ziehenden Neurofibrillen noch eine feine Fibrille zum Kern abgeht. Diesem Typus schließt sich schließlich noch die ziemlich große und unsymmetrische Zelle 18 des Gangl. cephal. ventr. an, wie Fig. 43 zeigt, die einer weiteren Erklärung nicht bedarf.

Bei diesen beiden Zelltypen bestand die Zentralkapsel aus einer einfachen zarten Membran, ohne daß etwas von der körnigen Auflagesubstanz zu sehen gewesen wäre, die uns bei Zelle 25 begegnete. Bei der Mehrzahl der Zellen ist diese Substanz aber vorhanden und oft so dicht der Kapsel aufgelagert, daß diese selbst undeutlich wird. Als erstes Beispiel kann uns die Zelle 4 des Gangl. cephal. ventr. dienen, die einesteils eine ziemlich weit vom Kern abliegende und dadurch deutliche Zentralkapsel besitzt, andernteils auch schon jene Auflagesubstanz zeigt. Fig. 73—75 bezieht sich auf diese Zelle. In Fig. 75 sieht man deutlich die beiden Fibrillen in die Kapsel münden, Fig. 74 zeigt aber den häufigeren Zustand, daß die Substanz den Uebergang der Fibrille in die Kapsel umhüllt. Es entsteht so der Eindruck, daß die Fibrille direkt in diese kegelförmige Masse übergeht. Es ist mir aber wahrscheinlicher, daß hier, wie bei allen Zellen, die das gleiche Bild zeigen, die Fibrillen ebenfalls bis zur Kapselmembran individualisiert bleiben und nur durch die Substanz verhüllt werden. Die Auflagesubstanz, wie wir sie nennen wollen, zeigt hier, wie in allen den kleinen Zellen, einen äußerst feinschaumigen oder filzigen Charakter mit einer Schichtung parallel zur Zentralkapsel. Sie hat ihre stärkste Anhäufung an dem dem Nervenfortsatz gegenüber liegenden Pol.

Eben das gleiche Bild bietet uns Zelle 28 vom Gangl. cephal. later. int., nur liegt bei ihr die Zentralkapsel dicht dem Kern an und ist die Auflagesubstanz reicher und im ganzen Umfang der Kapsel entwickelt. Fig. 62—64 bezieht sich auf die Zelle, in deren Nervenfortsatz ich die Fibrille stets einheitlich fand, wenn ich auch an ihrer Zusammensetzung aus zwei Fibrillen nicht zweifle. In Fig. 62 kann man die Fibrille durch die Auflagesubstanz hindurch direkt bis zur Kapsel gehen sehen. Nicht viel anders liegen auch die Verhältnisse bei Zelle 2 des Gangl. cephal. ventr., die in Fig. 65 und 66 wiedergegeben ist. In beiden Zellen sieht man schon die Gabelung der Neurofibrillen zur Zentralkapsel, in Fig. 65 sind aber die übrigen Einzelheiten deutlicher. Auch die Zelle 1 des gleichen Ganglions zeigt ähnliches, wie Fig. 67 nach Apáthy-Präparat und Fig. 98 nach einem Cajal-Präparat zeigt. Hinter dem Kern ist hier stets eine größere Ansammlung der Auflagesubstanz, im Anschluß an die sich gern Schrumpfungsvakuolen bilden. In beiden Zellen sind sie vorhanden.

Von diesen Zellen weicht stets in gleicher Weise das Verhalten der Zelle 32 des Gangl. ceph. lat. int. post. ab. Hier ist nämlich stets die Auflagesubstanz viel deutlicher faserig differenziert und so sieht man die Neurofibrillen in ein zartes, den Kern umflechtendes Filzwerk übergehen. Gerade hier hat man meist den Eindruck, daß sich die Neurofibrille direkt in das Filzwerk auflöst (Fig. 61), während andererseits nach den bisher beschriebenen Bildern es wahrscheinlich ist, daß sie direkt bis zur Zentralkapsel vordringt. Fig. 60 würde mehr für letztere Auffassung sprechen. Daß übrigens auch hier die eine Neurofibrille in Wirklichkeit aus zwei besteht, zeigt deutlich das Mikrophotogramm der Zelle Fig. 125; der Kern ist nicht ganz scharf eingestellt, rechts sieht man etwas von der Zentralkapselmembran, die feinere Struktur des Filzwerkes ist nicht erkennbar. (Man achte übrigens auch auf die gleichmäßig feine Wabenstruktur des Plasmas.)

Ihre Nachbarzelle im gleichen Ganglion, Zelle 31, bildet uns nun den Uebergang zu einer unscheinbaren, aber theoretisch sehr wichtigen Modifikation des Zentralkapselapparates. Während Neurofibrillen und Zentralkapel das gleiche wie bisher beschrieben zeigen, sehen wir, daß die Auflagesubstanz am hinteren Ende der Kapsel kuppenförmig in das Plasma vorragt. Fig. 58 und 59 illustrieren das Verhalten, das in etwa der gleichen Weise auch die in Fig. 57 wiedergegebene Zelle 34 des Gangl. cephal. lat. ext. ant. zeigt. Nun gibt es einige derartige unipolare Zellen im Nervensystem, deren Körper mehr lang keulenartig ausgezogen ist, während der Kern nicht wie gewöhnlich das Zentrum der Zelle einnimmt, sondern in der Nähe des Nervenfortsatzes liegt, so daß hinter ihm sich ein großer plasmatischer Beutel findet. Solche Zellen sind die Zellen 44 und 45 des Gangl. ceph. lat. ext. post. Bei ihnen geht nun typischerweise von der Zentralkapsel aus ein stabförmiger Fortsatz faseriger Auflagesubstanz in jenen Beutel hinein, ihn zum größten Teil durchsetzend. Fig. 56 illustriert dies Verhalten für Zelle 44 und die gleiche Zelle ist auch im Photogramm 118 reproduziert. Hier ist allerdings nur der der Zentralkapsel ansitzende Teil des Fortsatzes scharf eingestellt, nach hinten verschwindet er allmählich aus der Bildebene. Die anschließenden großen Vakuolen sind Schrumpfungsprodukte, die immer typisch an dieser Stelle auftreten, was übrigens auch theoretisch nicht bedeutungslos ist. Dieser Zelle wäre schließlich noch — warum, wird aus dem allgemeinen Teil ersichtlich werden — die kleine Zelle 5 des Gangl. cephal. ventr. anzuschließen. Es wurde im I. Teil geschildert, wie sie stets die typische Gestalt einer holländischen Pfeife aufweist. Fig. 97 zeigt nun ihre Neurofibrillierung im CAJAL-Bild. Der exzentrisch im Pfeifenkopf gelegene Kern wird auf einer Seite umfaßt von einer geschwärzten Masse, in die die Neurofibrille übergeht. Sie stellt die nicht geschlossene Zentralkapsel samt der reich-

lichen Auflagesubstanz dar, die etwa die Gestalt einer Schüssel besitzt. Weitere Typen der kleinen unipolaren Zellen brauche ich nicht zu schildern, sie schließen sich alle den besprochenen an.

In den kleinen bipolaren Zellen finden wir teilweise genau das gleiche Verhalten, nämlich den Uebergang der Fibrille in eine Zentralkapsel. Die Fibrille ist in diesem Fall meist eine einheitliche Fibrille und nur gelegentlich läßt sich erkennen, daß sie aus mehreren feinen Elementen zusammengesetzt ist. Erst beim Uebergang in die Zentralkapsel weichen sie dann öfters auseinander. Die Zentralkapsel sieht ebenso aus, wie bei den unipolaren Zellen auch. Sie liegt unweit des Kerns, ihn völlig einschließend, wie Fig. 91 für Zelle 67, Fig. 93 und 85 für Zelle 52 zeigen. Auch die Auflagesubstanz fehlt nicht, nur ist sie stets spärlich entwickelt, höchstens am Uebergang der Fibrille in die Kapsel etwas reichlicher entwickelt, wie die gleichen Abbildungen zeigen. Die aus den beiden Zellfortsätzen kommenden Fibrillen gehen genau in gleicher Weise in die Zentralkapsel über, in der sie endigen. Ich habe mich bemüht, zu finden, daß die Fibrillen vielleicht in irgendeiner Form, als Gitter oder dergleichen, über die Zentralkapsel weglaufen. Davon kann aber keine Rede sein, sie werden einfach durch die Kapsel unterbrochen. In dem CAJAL-Präparat Fig. 96 ist auch die Kapsel einer solchen Zelle deutlich zu sehen, es wurde aber schon oben besprochen, wie sich in dieser Zelle auch nicht neurofibrilläre Elemente geschwärzt haben.

Es wurde oben für unipolare Zellen das Verhalten jener Zellen geschildert, die hinter dem Kern noch einen größeren Plasmabeutel besitzen. Nun gibt es auch unter den bipolaren Zellen eine Gruppe, die die gleiche Eigentümlichkeit zeigt, nämlich die lateralen Sinneszellen 75—78, deren Aussehen aus nebenstehender Textfig. 1 zu entnehmen ist. Und es ist nun von größter Wichtigkeit, daß bei ihnen der Neurofibrillenapparat die gleiche Besonderheit zeigt, wie bei jenen unipolaren Zellen. Die Neurofibrille tritt hier bis dicht an den Kern heran, so daß sehr oft (Fig. 82) der Eindruck entsteht, daß sie an ihm inseriere. Es kommt dies so, daß die Zentralkapsel hier nicht geschlossen ist, sondern eine Art von Bügel vorstellt, der dem Kern dicht aufliegt und die Abgangsstellen der Fibrillen der beiden Fortsätze verbindet. Der Bügel ist nur deutlich, wenn der Schnitt durch die beiden Zellfortsätze führt. In den Figuren 81—84 ist das nicht der Fall, die Lage des zweiten Fortsatzes wurde punktiert angedeutet. In



Fig. 1. Schnitt durch die Gruppe der Sinneszellen 68—78.

Fig. 86 aber, wo beide Fortsätze der Zelle 77 getroffen sind, sieht man den, überdies hier etwas vom Kern abgerückten Bügel die beiden Fibrillen verbinden. Nun geht von der Stelle aus, an der die von vorn kommende, zentripetale Fibrille zum Kern gelangt, noch ein zweiter Bügel von der Zentralkapselsubstanz aus, der auf der Seite, die dem Abgang des zentripetalen Fortsatzes gegenüber liegt, den Kern umgreift. Man erkennt ihn in Fig. 86, wo er wieder etwas vom Kern abgerückt ist, aber auch in Fig. 84, wo er rechts den Kern der Zelle 75 umgreift. Und von diesem Bügel geht nun auf der anderen Seite des Kerns ein Fortsatz aus, der ebenso wie bei den gebeutelten unipolaren Zellen sich in den Beutel hinein erstreckt und ihn in Form eines Dolches der Länge nach durchzieht. Er hat auch hier wieder die feinfaserige Struktur der Auflagesubstanz. Fig. 81 zeigt zwei aufeinander folgende Schnitte der Zelle 77, von denen Schnitt a jenen, hier etwas gewellten Fortsatz schön zeigt, während b die zuführende Fibrille enthält. Fig. 82 zeigt das gleiche, aber in einem Schnitt, für Zelle 78, Fig. 83 für Zelle 76 und Fig. 84 für Zelle 77 und 75. Wir sehen also mit der gleichen Zellform bei sonst ganz verschiedenartigen Zellen, nämlich Zentralzellen und Sinneszellen, eine gleiche Ausbildung des Neurofibrillenapparates verbunden. Wir werden später hierauf zurückzukommen haben.

γ) Die Zellen vom Typus der durchlaufenden Fibrillen.

Für die bipolaren Ganglienzellen der meisten untersuchten Objekte bildet es die Regel, daß die Neurofibrillen durch die Zelle durchlaufen, indem sie nur in der Zelle einige Verbindungen eingehen oder ein Gitter um den Kern bilden. Dieser einfache Fall ist im Ascarisnervensystem ziemlich selten verwirklicht, nur einige der kleineren Zellen lassen diesen Typus erkennen. Besonders charakteristisch ist er für die Sinneszelle 51, die in den Figuren 87—90 wiedergegeben ist. Für gewöhnlich weist die Zelle das Bild der Fig. 90 auf. In den Nervenfortsätzen findet sich ein Bündel feinster Fibrillen, die manchmal etwas auseinandergerückt sind und dann so wie in Fig. 89 erscheinen. Man verfolgt die Fibrillen nun von beiden Fortsätzen bis an die Kernmembran, wo sie zu enden scheinen, wenigstens sieht man sie nie über oder unter ihr durchziehen. Bei der in Fig. 89 wiedergegebenen Zelle liegt der andere Fortsatz mit der zweiten Hälfte des Fibrillenbündels im nächsten Schnitt, in Fig. 88 ist er nur angeschnitten. Ganz selten erhält man nun das in Fig. 87 wiedergegebene Bild. Darnach scheint es, als ob die Fibrillen doch kontinuierlich auf einer Seite des Kernes vorbeiliefen, wobei sie der Kernmembran dicht anliegen und an dieser Stelle scheinen sie weniger färbbar, so daß sie sich nur in Seitenlage von der Kernmembran unterscheiden lassen. Es dürfte aber auch Zellen geben, in denen die Fibrille ganz glatt am Kern vorbeiläuft. Eine solche ist die in Fig. 30 abgebildete Zelle 90

des G. ventr. I. In dem abgebildeten Präparat hat sich, was öfter der Fall ist, in einem Chromhämatoxylinpräparat die Fibrille gefärbt und man sieht sie in der tigroidfreien Zone die Zelle durchsetzen. Das am Kern vorbeilaufende Stück fehlt im Schnitt und liegt im folgenden. Dieser Zelle könnte man es übrigens nach der Anordnung der tigroidfreien Zone schon direkt ansehen, wie die Fibrille laufen muß.

Bei anderen bipolaren Zellen läuft die Fibrille nicht am Kern vorbei, sondern splittert sich in seiner Nähe auf und die feineren Fibrillen nehmen dann den Kern, den sie umgreifen, in ihre Mitte. Ein solches Bild kann leicht eine Zentralkapsel vortäuschen, läßt sich aber bei Vergleich der sämtlichen Schnitte durch eine Zelle gut von ihr unterscheiden. Dieser Verlauf ist charakteristisch für die beiden innerhalb des Ringes gelegenen Zellen 47 und 48, ferner für die Sinneszellen 54, 55 und 64, für die Ursprungszelle 49 der NN. subventrales sowie für die einzige bipolare Zelle des G. cephal. ventr., die Zelle 3. Nur letztere habe ich in Fig. 44 abgebildet, alle anderen zeigen im wesentlichen das gleiche Bild, nur daß bei stärkerer Ausbildung der inneren Tigroidzone die Fibrillen in weiterer Entfernung den Kern umgreifen. Ist die Tigroidzone überhaupt nicht vorhanden, dann umschließen die Fibrillen ganz dicht den Kern und es ergibt sich ein Bild, wie es in Fig. 45 von Zelle 80 reproduziert ist.

δ) Die großen, radiär gestreiften Zellen.

Eine der rhabdoten Zellen, die Zelle 25, wurde bereits beim Zentralkapseltypus abgehandelt. Die großen, radiär gestreiften Zellen aber zeigen ein anderes Verhalten der Fibrillen, das im allgemeinen für die meisten Zellformationen übereinstimmt. So groß und kompliziert strukturiert die Zellen sonst sind, so einfach ist der Neurofibrillenverlauf in ihrem Leib. Die Mehrzahl der großen Zellen finden sich in dem G. cephal. ventr. und sie weisen alle den gleichen Bau auf. Merkwürdigerweise zeigen sich aber gerade diese Zellen besonders resistent gegen die Fibrillenfärbungen, so daß sie oft in Präparaten, die die kleinen Zellen wundervoll zeigen, unbrauchbar sind. In ihrem Stiel verläuft ein Fibrillenbündel in der Achse, und zwar ist es aus sehr vielen Fibrillen zusammengesetzt, die auf der Oberfläche eines Zylinders angeordnet sind. Beim Uebergang des Nervenfortsatzes in die birnförmige Zelle strahlen die Fibrillen auseinander und begeben sich an die Grenze der äußeren und mittleren Alveolarschicht und hier verlaufen sie nun als einfache Fäden, sichtlich ohne weitere Verbindungen miteinander einzugehen, in einer Schleife kontinuierlich durch die Zelle. Dies äußerst einfache Verhalten ist für zwei benachbarte Zellen, die Zellen 8 und 9 in Fig. 38, dargestellt. Die Zellen gehören nun ja zu den radiär gestreiften, d. h. radiäre Gliafäden dringen von außen in sie ein und zwar sind sie bei diesen Zellen gerade

bis zur Grenze der äußeren und mittleren Alveolarschicht zu verfolgen. Die Uebereinstimmung zwischen dem Ende der Fäden und der Lage der Fibrillen in der Zelle ist nun sehr auffallend und es mußte sich der Verdacht regen, daß vielleicht ein Zusammenhang zwischen beiden bestände, um so mehr, nachdem die Insertion der Fibrillen an der Zentralkapsel der Zelle 25 bekannt war. Und in der Tat ließ sich jener Zusammenhang auch hier feststellen. An vielen Stellen kann man sehen, daß die radiären Gliafäden T-förmig in die tangential verlaufenden Fibrillen übergehen. Es ist sehr schwer, ein solches nur durch sorgfältiges Arbeiten mit der Mikrometerschraube festzustellendes Verhalten wiederzugeben, ohne zu schematisieren. Es tritt deshalb in der Zeichnung viel weniger deutlich zutage als im Präparat. Immerhin ist es auch dort in Zelle 8 links oben und 9 rechts oben zu erkennen.

Bei diesen Zellen bereitet die Analyse eine gewisse Schwierigkeit, weil jene Verbindungen auf der Grenze der zwei Alveolenzonen liegen und so die Tigroidsubstanz die Klarheit des Bildes trübt. Viel günstiger liegen die Verhältnisse bei der Zelle 20 des G. cephal. dors. Hier treten nämlich die Fibrillen in die mittlere Alveolenzone ein, um hier ihren zirkulären Verlauf zu nehmen und da stört keine sonstige färbbare Substanz das Bild. Die Fibrillen sind sehr feine Fäden, die genau parallel der Kernmembran in konzentrischen Schichten verlaufen, so daß schon bei schwacher Vergrößerung die Zelle ein konzentrisch geschichtetes Aussehen zeigt. Nun sieht man auch sehr schön die radiären Gliafäden, die tief in die mittlere Alveolenschicht eindringen und jetzt läßt sich mit größter Sicherheit an vielen Stellen sehen, daß die radiären Fäden an einer konzentrischen Fibrille inserieren und so enden. In der Zeichnung Fig. 42, die die feineren Details des Präparates nur unvollkommen wiederzugeben im stande ist, sieht man an verschiedenen Stellen den wichtigen Uebergang. Ich habe auch versucht, die gleiche Zelle zu photographieren und gebe in Fig. 121 eine Reproduktion. Wie so oft bei der Mikrophotographie kann aber die Feinheiten eigentlich nur der sehen, der vorher das Präparat selbst sah. Links unten ist ein solcher Uebergang einigermaßen kenntlich.

Dieselbe Zelle vermag uns nun noch ein weiteres Verhalten zu demonstrieren. Es wurde bereits im I. Teil der Untersuchung geschildert, daß diese Zelle oft an ihrem Hinterrand sich in einen beutelartigen Fortsatz verlängern kann, der manchmal so lang ist, daß er zu Verwechslungen mit einem Nervenfortsatz Anlaß geben kann. Die Textfig. 2 zeigt das schon früher abgebildete Verhalten. (Die Figur bezieht sich auf Asc. megalocephala, bei der die Erscheinung noch extremer auftritt als bei lumbricoides.) Eine solche Zelle mit gefärbten Fibrillen ist nun in Fig. 40 abgebildet, und zwar ist sie, wie oben bereits beschrieben wurde, beträchtlich in ihrer Gliahülle geschrumpft. Links liegt nun jener beutel-

förmige Anhang und da sieht man, wie die konzentrisch verlaufenden Fibrillen sich hier zu einem starken Bündel vereinigen, das axial den Anhang durchzieht und schließlich ebenso wie die Gliafäden an der Kapselmembran inseriert. Die Bedeutung dieser Tatsache werden wir später zu würdigen haben.

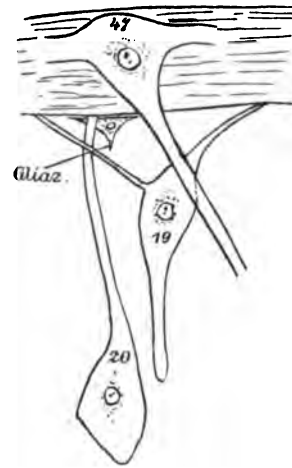


Fig. 2. Das Ganglion cephal. dors.

Von Interesse ist ferner die Neurofibrillierung der großen bipolaren, radiär gestreiften Zelle 36 des G. cephal. ext. lat. ant. Schon die Darstellung ihres plasmatischen Baues, der in Fig. 29 wiedergegeben ist, ließ ja erraten, wie wohl die Neurofibrillen verlaufen werden, da ihnen nur die schmale tigroidfreie Zone, die dort abgebildet wurde, zur Verfügung steht. APÁTHY-Präparate zeigen dann auch, daß sie sich ebenso einfach verhalten, wie man erwartet. Das in die Zelle eintretende axiale Fibrillenbündel spaltet sich auf und die einzelnen Fibrillen verlaufen geraden Wegs durch die mittlere Alveolenzone hindurch, um sich jenseits wieder zum Fibrillenbündel zu vereinigen. Das Verhalten ist ein so einfaches, daß ich davon abgesehen habe, Abbildungen zu geben, in denen die ganze Zellstruktur mit eingezeichnet ist. In den Figuren 102 und 103 sind vielmehr die drei Zonen der Zelle nur durch den Ton angegeben und in der mittleren sieht man die Fibrillen als einfache, glatt durchlaufende Fäden. In Fig. 103 wurden zwei aufeinanderfolgende Schnitte abgebildet, um zu zeigen, daß die Fibrillen in jeder Schnittebene die mittlere Alveolenschicht durchziehen. Das CAJAL-Bild der gleichen Zelle (Fig. 95) und seine Interpretation wurde schon oben besprochen. Nun ist diese Zelle ja auch radiär gestreift, und es wäre wichtig, zu wissen, ob sich auch hier der Zusammenhang zwischen Glia und Fibrillen nachweisen läßt. Zwar bin ich überzeugt, daß er genau in der gleichen Weise wie oben geschildert, stattfindet, kann es aber für diese Zelle leider nicht beweisen, da es mir niemals gelang, gleichzeitig eine Fibrillenfärbung und tadellose Erhaltung der radialen Gliafäden zu erzielen.

Leider sind hiermit meine sicheren Angaben über die Neurofibrillen der großen Zellen erschöpft, obwohl noch drei Zellarten übrig sind, die noch nicht beschrieben wurden. Es sind das einmal die drei gleichartigen Zellen 23, 24 und 30, deren Plasmabau für Zelle 23 in Fig. 34 abgebildet ist, sodann die in Fig. 36 wiedergegebene Zelle 37 und schließlich die drei gleichartigen Riesenzellen 86—88 des Ganglion ventrale I, deren eine wir in Fig. 37 kennen lernten. Von allen habe ich zwar auch Fibrillenbilder erhalten, aber niemals so genügende, daß ich darauf eine zuverlässige Beschreibung stützen könnte. Was zunächst die

Zellen 23, 24 und 30 betrifft, so erwartete ich in ihnen eine kompliziertere Fibrillenanordnung. Vor allem lag die Vermutung nahe, daß hier ein echtes Fibrillengitter sein könnte. Ich besprach schon den in Fig. 34 abgebildeten Funktionszustand der Tigroidsubstanz. Er wäre nun sehr möglich, daß ihm ein Fibrillengitter zugrunde läge, dem entlang das Tigroid strömt. Auf die Möglichkeit deutet auch die Tatsache hin, daß das Tigroidnetz sich auch hier und da auf die radiären Gliafäden fortsetzt. Die wenigen reinen Fibrillenbilder, die ich erhielt, könnten auf eine andere, und wie es scheint sehr einfache Fibrillenanordnung hinweisen. Zwei solche Bilder sind für die Zelle 24 in den Figuren 100 und 101 abgebildet, wobei die Plasmastruktur nicht ausgeführt wurde. In beiden sieht man ein Fibrillenbündel direkt dem Kern zustreben, in Fig. 100 außerdem ein Bündel um den Kern herumlaufen. Leider war aus unbekannten Ursachen in den übrigen Schnitten durch die Zelle keine Fibrillentinktion eingetreten, so daß ich nicht weiteres anzugeben vermag.

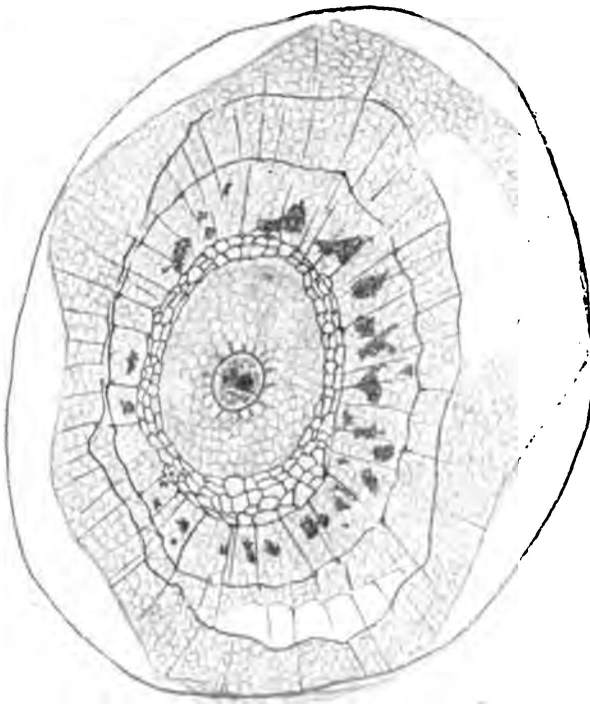


Fig. 3. Pathologisch veränderte Zelle 23. Erklärung im Text. 625. 2. 1.—3.

Vielleicht wird nun aber der Gegenstand doch aufgeklärt durch einen merkwürdigen pathologischen Befund. Solche sind ja oft von größter Bedeutung für das Verständnis des normalen Verhaltens.

In einer Serie, in der alle Zellen und Gewebe durchaus intakt sind, zeigt unsere Zelle 23 das merkwürdige, in nebenstehender Textfig. 3 wiedergegebene Bild. Die Zelle, die in ihrer typischen Gliakapsel liegt, aus der sie nur an einigen Stellen bei der Konservierung etwas herausgeschrumpft ist, besitzt etwa das 30-fache Volumen wie normal. Sie ist schließlich durch irgendeinen pathologischen Prozeß ungeheuer gequollen, so daß sie schon bei den schwächsten Vergrößerungen in die Augen fällt. An und für sich wäre das nun nicht so interessant, wenn nicht bei diesem Prozeß, der in seinen Wirkungen einem Plasmolyseexperiment mit hypotonischem Medium gleichkommt, alle festeren Bestandteile

der Zelle besonders deutlich geworden wären. Dadurch erlaubt der pathologische Zustand vielleicht eine Analyse des normalen Verhaltens, die uns in bezug auf die Neurofibrillierung, wie oben ausgeführt, leider nicht gelang. Wir sehen zunächst auf das schönste die radiär in die Zelle eindringenden Gliafäden. Sie sind nun im Ektoplasma der Zelle, in dem sich auch zerstreute Tigroidmassen finden, durch konzentrische Fäden in zwei Lagen miteinander verbunden, Fäden, an denen man auch manche der radialen Fibrillen inserieren sieht. Ich erinnere nunmehr daran, daß auch im Ektoplasma der normalen Zelle (Fig. 34) eine konzentrische Schichtung vorhanden war, die nicht in ihrer Bedeutung verstanden werden konnte. Auf der Grenze von äußerer und mittlerer Alveolenschicht liegt nun noch ein schönes Netzwerk, das, wie ein Verfolg der Serie lehrt, wie eine Kugelschale die mittlere Alveolenschicht umgibt. In dieses Netz münden die meisten der radiären Fäden ein und gehen direkt in seine Maschen über. Wie ist nun das Bild zu deuten? Mir scheint es völlig sicher zu sein, daß folgendes die richtige Deutung ist. Aus unbekannten Gründen ist die gewaltige Quellung eingetreten, die aber ausschließlich die äußere Alveolenschicht betraf. Dadurch sind die dort liegenden resistenten Fibrillensysteme auseinandergezogen und so verdeutlicht worden. Das Bild, das wir vor uns haben, ist das ein wenig verzerrte Neurofibrillenbild. Es zeigt uns, daß in der Zelle ein Fibrillennetz auf der Grenze von äußerer und mittlerer Alveolenschicht liegt, in das die radiären Gliafäden übergehen, wie wir es ja jetzt schon so oft kennen gelernt haben. Die letzteren werden außerdem noch einmal durch konzentrisch verlaufende Fasersysteme befestigt, so daß ein komplizierter Apparat resistenter Fibrillen besteht. Wenn ich dies besprochene Bild auch noch nicht mit absoluter Sicherheit als das Fibrillenbild der Zelle ausgeben will, so scheint mir die Wahrscheinlichkeit dafür doch an Sicherheit zu grenzen, um so mehr, als die Hauptsache, der Uebergang der radiären Fäden in das Fibrillennetz, ja mit allem schon Besprochenen übereinstimmt.

Für die drei Zellen 86—88 habe ich kein Fibrillenbild reproduziert, weil sie alle zu unvollkommen sind. Ich kann nur sagen, daß durchlaufende Fibrillen vorhanden sind, die sich in der Zelle gabeln, so daß ein komplizierteres Bild entsteht, das mir im einzelnen aber noch nicht klar ist. Auch von der Zelle 37 kann ich nicht viel mehr angeben. Aus dem Fortsatz tritt ein starkes axiales Fibrillenbündel in die Zelle ein. In deren Plasma habe ich aber nur einzelne, periklinal verlaufende Fäden gesehen, nie die Gesamtheit der Fibrillen. Nach dem Plasmabau zu schließen, muß das Bild ein ganz ähnliches sein wie bei Zelle 20 (Fig. 42).

Hier anzuschließen wären schließlich noch ein paar Zellen mittlerer Größe,

über deren Fibrillierung ich nicht vollständig ins klare kommen konnte und deshalb auch keine Abbildungen gebe. Es sind dies einmal die beiden bimultipolaren Zellen 38 und 39 und die unipolare Zelle 26. Bei ersteren verläuft eine axiale Fibrille aus den beiden Hauptfortsätzen bis zum Kern. Die kleinen Nebenfortsätze besitzen aber auch axiale Fibrillen, die in die Zelle eintreten, wo ich sie nicht weiter verfolgen kann. Ebenso vermag ich nicht die Beziehungen zur Radiärstreifung zu eruieren. Von Zelle 26 endlich besitze ich bisher überhaupt kein Neurofibrillenbild. Hoffentlich gelingt es mir gelegentlich, diese kleinen Lücken noch zu ergänzen.

Aus allen hier mitgeteilten Beobachtungen über die Fibrillen ergeben sich im Vergleich mit Bekanntem wichtige Gesichtspunkte für das Neurofibrillenproblem. Sie sollen in einem besonderen Abschnitt zusammenhängend erörtert werden.

4. Die Muskelinnervation.

Da besonders für die Frage nach der Funktion der Neurofibrillen ihr Verhalten bei der Muskelinnervation von größter Wichtigkeit ist, muß dieser Punkt auch hier besprochen werden. Ist doch gerade *Ascaris* durch die Absonderlichkeit seiner Muskelinnervation das gegebene Objekt, um zu entscheiden, welche Rolle die Neurofibrillen dabei spielen. Es ist eine einem jeden Zoologen geläufige Tatsache, daß bei den Nematoden nicht der Nerv zum Muskel geht, sondern umgekehrt der Muskel zum Nerv. Eine jede Muskelzelle sendet einen oder mehrere Querfortsätze zu einem der Längsnerven, wo er mit ihm verschmilzt und so an der unverästelten Längsnervenfaser die Innervierung holt. Diese Tatsache war schon A. SCHNEIDER (1866) bekannt, der nur nicht die Verschmelzung der Querfortsätze mit den Nervenfasern feststellen konnte. O. BÜTSCHLI (1874) erhob sie nahezu zur Gewißheit und ROHDE (1892) konnte eine ausführliche Schilderung der Innervierungsstelle geben. Er schreibt zusammenfassend: „Die Muskelfortsätze zerfallen vor ihrem Ansatz durch wiederholte Teilungen in kleinere Zweige, welche sich mit den obersten Nervenfasern der Mediannerven direkt verbinden, und zwar in der Weise, daß an der Antrittsstelle die Nervenfaserscheide gänzlich aufgelöst wird und die Muskelsubstanz meist in der Form eines Zapfens mehr oder weniger weit in den Achsenzylinder hineinragt. Die Zapfen zerlegen sich durch weiter fortgesetzte Spaltung in immer kleinere Stücke, bis schließlich ihr Spongioplasma sich in einzelne Fibrillen aufgefasert hat, welche von denen des Achsenzylinders nicht mehr zu unterscheiden sind, so daß ein direkter Uebergang des Spongioplasmas der Muskelzelle in dasjenige des Achsenzylinders wahrscheinlich ist. Oft ist keine Zapfenbildung, sondern nur ein unmittelbares Herantreten

des Muskelfortsatzes an den an dieser Stelle der Scheide entblößten Achsenzylinder zu beobachten. Aber auch in diesen Fällen zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang von Muskel- und Nervenfaserspongioplasma." Diese Beobachtungen wurden seitdem von allen denen, die sich näher mit der Histologie der Nematoden beschäftigten, vollinhaltlich bestätigt. Um nur einige Namen zu nennen, machten die gleichen Beobachtungen HESSE (1892), APÁTHY (1893, 1894), K. C. SCHNEIDER (1902) und ich selbst (1909). Merkwürdigerweise haben sich in neuester Zeit zwei Forscher gefunden, die die so leicht festzustellende Tatsache leugnen. Der eine, BÍLEK (1909), kann für seine Stellung nur anführen, daß er diese Verschmelzung des Querfortsatzes der Muskelzelle mit der Längsfaser nicht gesehen hat. Wie das zu erklären ist, weiß ich nicht, jedenfalls widerlegt ein negativer Befund nicht so zahlreiche in allen Einzelheiten übereinstimmende positive. Der andere, DEINEKA (1908), glaubt, wie er überall bei Ascaris ähnliche Verhältnisse wie bei den Wirbeltieren sieht, auch eine der der Wirbeltiere entsprechende Innervierung gefunden zu haben. Zunächst glaubt er, daß die Querfortsätze „eine zweite, wenn auch unvollständige Muskelschicht" darstellen, ein Irrtum, der bereits von LEUCKART (1863) begangen wurde und dann von sämtlichen späteren Forschern mühelos widerlegt wurde. Die Innervierung erscheint ihm aber nach seinen Methylenblautotalpräparaten folgendermaßen: „Von den dicken Nervenfasern der Stämme, welche Fortsätze motorischer, teils in den Strängen selber, teils in dem Schlundring und dem Analganglion gelegener Zellen darstellen, entspringen verschieden lange und dicke Nervenästchen, welche an ihren Enden die motorischen Apparate führen. Einige dieser Aestchen sind dermaßen kurz, daß sie nicht aus dem Bereich des Stranges austreten, und auf den Muskelverzweigungen endigen, welche in den Strang selber eindringen. Andere Aestchen erreichen die um den Strang angeordneten Muskelverzweigungen und endigen hier, indem sie sich gleichsam auf die Muskelverzweigungen stützen. Viele der Nervenästchen dringen in die Schicht der Muskelfortsätze, welche den Nervenstrang umgeben, ein und endigen, indem sie sich zwischen ihnen verzweigen, häufig weit ab vom Strang. Einige dieser Nervenästchen folgen den bogenförmigen Muskelfortsätzen, erreichen mit ihnen die Muskelzellen und endigen zwischen diesen in kleinen Plättchen, welche mehr oder weniger tief unter der Subcuticula gelegen sind. Die motorischen Fasern der Stränge sind häufig mit großen Höckern besetzt, wobei die Nervenästchen nicht von den Fasern, sondern von diesen Höckern zu drei, vier und mehr gemeinsam entspringen. . . . . Die Endapparate selber, in denen die motorischen Fasern endigen, sind kleine, verschieden gestaltete Verbreiterungen, welche deutlich eine fibrilläre Struktur offenbaren. Die Form und Größe dieser Verbreiterungen ist dermaßen mannigfaltig, daß sie nicht allgemein bestimmt werden können. Bald stellen sie kleine flache,

ovale oder eckige Plättchen dar, welche den Muskelfortsätzen oder ihren Verzweigungen dicht anliegen. Bald erinnern sie ihrer Form nach an einen abgeschrägten Kolben, welcher an der Berührungsstelle mit dem Muskel sogar leicht schalenförmig eingedrückt ist. Von vielen größeren Endverbreitungen entspringen feine Aestchen, welche desgleichen in kleineren Endverbreiterungen endigen. Häufig verzweigen sich die Endverzweigungen und bilden einen Büschel, dessen Aestchen in kleinen Plättchen endigen.

Sämtliche angeführte Befunde weisen darauf hin, daß für die Innervation der Muskeln durch die motorischen Nervenfasern bei Ascaris kein besonderes Prinzip festgestellt werden kann, welches sich scharf von dem allgemeinen Innervationsprinzip der Muskeln bei Würmern und anderen Tieren unterscheiden würde . . . ."

Wie ist es nun möglich, diese so abweichenden Befunde zu erklären? Was haben alle jene ausgezeichneten Forscher, die die Innervation so übereinstimmend schilderten, angefangen, um immer den gleichen Fehler zu begehen? Ist es der Methylenblaumethode gelungen, hier Dinge darzustellen, die sonst ganz unsichtbar bleiben? Die Lösung dieser Fragen ist eine sehr einfache. DEINEKA hat genau das gleiche vor sich gehabt, wie alle anderen Forscher vor ihm, nur blau gefärbt, aber er hat in der absonderlichen Ueberzeugung, bei Ascaris das gleiche finden zu müssen wie bei den Wirbeltieren, seine sichtlich sehr schönen Präparate irrtümlich interpretiert. In nebenstehender Textfig. 4 ist eine DEINEKAsche Abbildung der Muskelinnervierung neben einen Schnitt durch eine Nervenfaser mit den Verschmelzungsstellen der Muskelfortsätze gestellt. Man sieht da auf den ersten Blick, daß das genau die gleichen Dinge sind. Im Methylenblaupräparat hatten sich die der Nervenfaser zunächst liegenden Teile der Innervationsfortsätze der Muskelzelle mitgefärbt. Die Färbung scheint aber nur in nächster



Fig. 4. Muskelinnervierung nach DEINEKA und mir.

Nähe der Nervenfasern einzutreten und so war die Fortsetzung bis zur Muskelzelle unsichtbar. In DEINEKAS Abbildung kommt die charakteristische kegelförmige Verschmelzungsstelle des Querfortsatzes genau ebenso zum Vorschein wie in meiner Abbildung und auch die „Höcker", von denen mehrere solche Fortsätze entspringen, sind in beiden Abbildungen zu sehen. Das was DEINEKA als motorische Endplatte beschreibt, ist einfach die Stelle, an der die Methylenblautinktion im Innervierungsfortsatz aufhört. DEINEKA hat somit, ohne es zu bemerken, die bekannte Darstellung der Muskelinnervation nur bestätigt und in seinen Methylenblaubildern sehr hübsche Illustrationen dazu geliefert!

Es steht also fest, daß die Querfortsätze der Muskelzellen mit den Längsnervenfasern verschmelzen, um sich hier ihre Innervierung zu holen. Allerdings sind jene Fortsätze nicht sämtlich Innervierungsfortsätze, wie ich schon früher (1909) ausgeführt habe, sondern ein Teil von ihnen dient zur Befestigung an den Längslinien. Diejenigen aber, die der Innervierung dienen, laufen geradenwegs auf die betreffende Nervenfaser zu, mit der sie verschmelzen. An der Verschmelzungsstelle sendet ihnen der Nerv einen kegelförmigen Fortsatz entgegen, so daß das in Fig. 25 wiedergegebene Bild entsteht; manchmal entspringen mehrere solcher Fortsätze gemeinsam. Daß diese Fortsätze direkt in den Markbeutel der Muskelzelle übergehen, wie es auch immer beschrieben wurde, läßt sich leicht an Schnittserien feststellen und unterliegt nicht dem geringsten Zweifel. Ein und dieselbe Muskelzelle kann eine große Anzahl solcher Fortsätze zum Nerven schicken, ebenso wie eine Nervenfaser in ihrer ganzen Länge mit Innervierungsfortsätzen besetzt sein kann. Fig. 25 zeigt das ebenso wie DEINEKAS Abbildungen. Sehr häufig beobachtet man schließlich, daß an Innervierungsstellen die Nervenfaser anschwillt, manchmal bis zum Mehrfachen ihres Volumens, besonders dann, wenn nur eine kurze Strecke der Innervation dient.

Die interessanteste Frage ist es nun, wie sich an diesen Innervierungsstellen die Neurofibrillen verhalten. APÁTHY hat schon 1893 eine Antwort darauf gegeben. Nach ihm spalten sich vom Fibrillenbündel der Nervenfasern Fibrillen ab, die in den Innervierungsfortsatz eintreten, durch ihn in den Markbeutel der Muskelzellen gelangen und sich dann in komplizierter Weise verästeln. Ein Teil tritt dann durch die kontraktile Rinde der Muskelzelle hindurch in die Subcuticula aus und verläuft hier wieder rückläufig zum Zentralnervensystem. Was nun zunächst den Verlauf der Fibrillen innerhalb der Muskelzelle betrifft, so konnte ich die meisten der Angaben APÁTHYS bestätigen (1904, 1909). Des weiteren gelang mir aber, was schon K. C. SCHNEIDER vermutet hatte, der Nachweis, daß diese Fibrillen ein typisches Zellskelett darstellen, das der Muskelzelle als innerer Antagonist gegen die Kontraktion zukommt. Der Beweis ist vor allem erbracht durch die den mechanischen Bedürfnissen entsprechende Anordnung, durch die

Tatsache, daß die gleichen Fibrillen die Insertion an der Cuticula besorgen und andere Beobachtungen, die in der betreffenden ausführlichen Arbeit nachzulesen sind. Nebenstehendes Schema (Textfig. 5) veranschaulicht die Anordnuug der Fibrillen in der Muskelzelle.

Nun hatte also APÁTHY angegeben, daß diese Fibrillen in Kontinuität mit den Neurofibrillen der motorischen Fasern sind. In der Tat gehen sie in den Innervierungsfortsatz über, in dessen Achse sie in der in jener meiner Arbeit

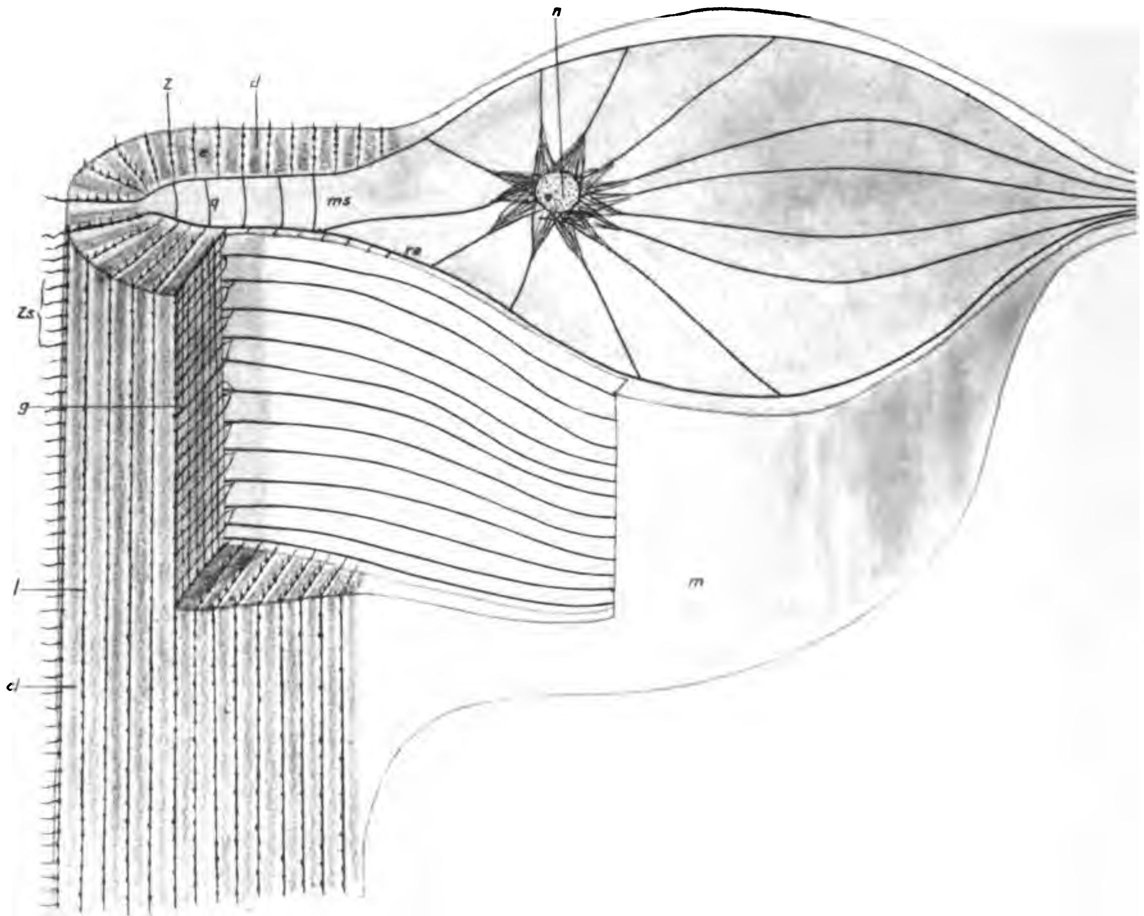


Fig. 5. Schema des Verlaufs der Skelettfibrillen in der Muskelzelle von Ascaris. (Nach GOLDSCHMIDT 1909.)

besprochenen Weise verlaufen. Nun gibt es ja auch, wie dort geschildert ist, ebensolche Fortsätze, die nicht mit dem Nerv verschmelzen, sondern an den Längswülsten inserieren. In ihnen verlaufen die gleichen Skelettfibrillen wie in den anderen auch, sie treten dann in die Subcuticula über, durchsetzen sie und inserieren an der Cuticula, wie ebenfalls dort ausführlich geschildert wurde. Ich hielt es nun für gänzlich ausgeschlossen, daß diese Fibrillen mit den Neuro-

fibrillen in Kontinuität sein könnten, um so mehr, als auch Apáthy keine Abbildung für diese seine Behauptung gegeben hatte und verhielt mich deshalb allen Präparaten gegenüber, die sich auf den Gegenstand bezogen, sehr skeptisch. Aber die Skepsis erwies sich als falsch, ich besitze jetzt Präparate, die objektiv beweisen, daß jene Angabe Apáthys durchaus richtig ist, daß in der Tat die Fibrillen des Innervierungsfortsatzes mit denen der Nervenfaser in Kontinuität sind. Schon in der Fig. 25 von einem Präparat, in dem die Neurofibrillen der Nervenfaser nicht tingiert waren, sieht man durch die Achse von zweien der Innervierungsfortsätze eine feine Fibrille ziehen und in die Nervenfaser eintreten. Die Fibrillen sind durchaus identisch mit denen, die man links im Bild aus einem Stück Muskelmark in Innervierungsfortsätze eintreten sieht. Fig. 21 und 22 zeigen uns nun den Vorgang in seiner charakteristischen Weise. Die aus dem Innervierungsfortsatz kommende Fibrille zieht geradenwegs zum axialen Fibrillenbündel der Faser und verschmilzt dort, sich gabelnd, mit den längsverlaufenden Fibrillen. In Fig. 22 liegen dicht nebeneinander zwei solcher Stellen. Man sieht auch, daß das Fibrillenbündel der Nervenfaser sich zipfelförmig zu der eintretenden Fibrille fortsetzt, die so mit einer ganzen Anzahl Fibrillen verschmilzt. Das Bild macht den Eindruck einer Verankerung der Fortsatzfibrille im Nervenfibrillenbündel. (In der Lithographie ist leider die Stelle sehr grob wiedergegeben.) In solchen motorischen Fasern, die nur eine axiale Fibrille besitzen, ist das Bild genau das gleiche, wie die Nervenfaser in Fig. 28 mit zwei Innervierungsstellen zeigt. Auch Fig. 20 gibt ein wenig Begriff davon, indem man oben von der Nervenfibrille eine feine Seitenfibrille abzweigen sieht, deren Uebergang in den Innervierungsfortsatz allerdings hier nicht zu erkennen ist. Von rechts sieht man eine ganze Anzahl Innervierungsfortsätze mit ihren Fibrillen kommen, auch ist hier sehr schön die Anschwellung der Nervenfaser an der Innervierungsstelle zu sehen.

Es steht somit durch den übereinstimmenden Befund von Apáthy und mir die Tatsache fest, daß bei der Muskelinnervierung von Ascaris eine Skelettfibrille der Muskelzelle mit den Neurofibrillen der Nervenfaser in Kontinuität ist. Die Bedeutung auch dieser Tatsache wird im allgemeinen Teil zu erörtern sein.

5. Kleine Zusätze und Nachträge zur Gesamtuntersuchung.

Im folgenden sollen noch ein paar weniger wichtige Tatsachen berichtet werden, die teils frühere Angaben berichtigen, teils kleine Erfahrungen mitteilen sollen, die sich im Lauf der Untersuchung noch in bezug auf früher abgehandelte Punkte ergeben haben.

a) Variationen.

Eine der hauptsächlichsten Besonderheiten des Ascarisnervensystems ist ja, wie sich aus allem bisherigen ergibt, die absolute Konstanz seiner Elemente in bezug auf Zahl, Lage, Gestalt und feineren Bau. Trotzdem haben sich im Lauf der Untersuchung einige kleine Variationen ergeben, die allerdings in Anbetracht der vielen Hunderte von untersuchten Tieren minimal sind.

1. Eine solche betrifft die Zelle 50, die die Sinneszelle zu dem sublateralen Lippensinnesorgane darstellt, das ja nur von einer sehr dicken Nervenfaser versorgt wird. In meiner ersten Arbeit über den Gegenstand (GOLDSCHMIDT 1903) hatte ich berichtet, daß diese Faser direkt, ohne in eine Sinneszelle einzutreten, zum Nervenring verlaufe. Es wäre das ein Verhalten, das im Tierreich wohl einzig dasteht. Später, im I. Teil dieser Untersuchungen, berichtigte ich jene Angabe dahin, daß doch eine Sinneszelle zu der Faser vorhanden sei, nämlich die Zelle 50, die aber nur eine ganz unbedeutende spindelförmige Anschwellung der Nervenfaser darstelle. In der Zwischenzeit habe ich mich aber überzeugt, daß beide Angaben richtig sind. Das Häufigere scheint das Vorhandensein der Zelle zu sein, das Seltenere ihr Fehlen. Letzteren Zustand konnte ich aber an Serien absolut sicherstellen. Das Mikrophotogramm 115 bezieht sich gerade auf einen solchen Fall, indem die Stelle photographiert ist, an der eigentlich die Zelle liegen müßte. Jedenfalls muß diese Zelle keine sehr große Bedeutung haben, vielleicht ist sie gerade im Begriff, rückgebildet zu werden.

2. Schon APÁTHY hat für Hirudineen angegeben, daß die Konstanz in der Verzweigung der Zellfortsätze manchmal dadurch unterbrochen wird, daß Fortsätze, die von einem Nebenfortsatz ausgehen sollten, vom Stamm ausgehen und ähnliche kleine Variationen vorkommen. Auch mir sind solche Variationen begegnet. So kann es vorkommen, daß die Nervenfaser der Halspapille, die gewöhnlich vom distalen Fortsatz der Zelle 39 abzweigt, direkt von der Zelle entspringt. Dies ist in dem in Fig. 106 aus anderen Gründen abgebildeten Schnitt zu sehen. Vielleicht gehören in diese Kategorie auch die folgenden Vorkommnisse. Von der innerhalb des Ringes gelegenen Zelle 48 sah ich manchmal einen kleinen Fortsatz nach vorn abgehen, der die Ringscheide durchsetzte und dann nicht mehr zu verfolgen war. Vielleicht handelt es sich um einen Muskelinnervierungsfortsatz, der von der Nervenfaser auf die Zelle gerückt war. Ferner sah ich einigemale von der sonst unipolaren telorhabdioten Zelle 40 des Gangl. ceph. lat. ext. med. zwei kleine Fortsätze nach hinten abgehen, die ich ebenfalls nicht weiter verfolgen konnte. Ueber ihre mutmaßliche Bedeutung weiß ich nichts anzugeben. Hierher gehört ferner das Verhalten der Zelle 20 des Gangl.

ceph. dors., die entweder unipolar oder bipolar-amphoroid sein kann. In ersterem Falle erfolgt die Gabelung eben erst im Ring.

3. In allen den von mir untersuchten Tieren ist mir nur ein einziges Mal eine Variation in der Zellzahl begegnet. Es handelte sich darum, daß die Zelle 37, die ja schon bei den schwächsten Vergrößerungen von allen anderen unterschieden werden kann, auf einer Körperseite zweimal vorhanden war. Es ist das natürlich eine Abnormität, die auf irgendeine embryonale Störung zurückgeführt werden muß.

b) Die Verbindung mit dem Sympathicus.

Die Nematoden haben in ihrem muskulösen Oesophagus, und zwar innerhalb des Syncytiums der Epithelmuskelzellen, ein kompliziertes sympathisches Nervensystem. Es ist kurz von LOOS (1896) beschrieben worden, genauere Angaben existieren darüber bis jetzt noch nicht. Ich will mich hier auch nicht auf eine nähere Beschreibung einlassen, die später an anderem Ort gegeben werden soll, sondern nur folgendes bemerken (s. Textfig. 6). Im hinteren Drittel des Oesophagus liegt ein Nervenring, der ebenso gebaut ist wie der Schlundring, nur daß er im Querschnitt weniger Fasern zählt. In seinen Verlauf ist dorsal eine Zelle, ich nenne sie XVII, eingeschaltet. An dem Ring hängen ferner dorsal und subventral drei riesig große und kompliziert gebaute Ganglienzellen, I, II

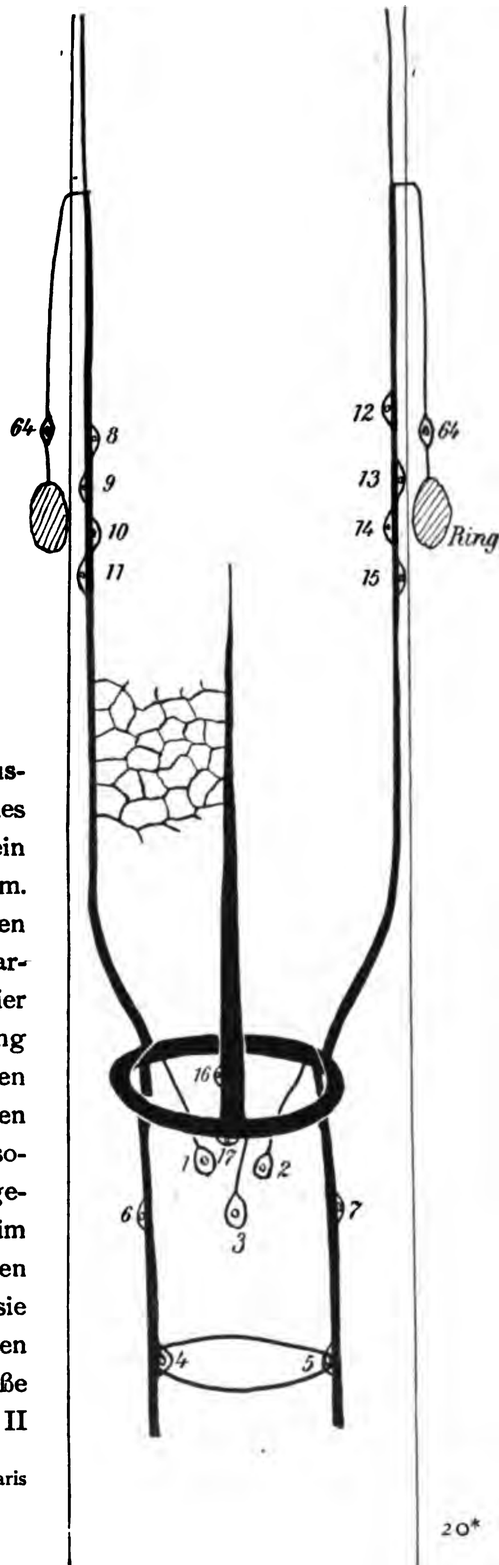


Fig. 6. Das sympathische Nervensystem von Ascaris (schematisch).

und III. Vom Ring gehen nach vorn drei Nerven, ein dorsaler und zwei laterale. Ersterer besteht an seinem Ursprung aus etwa 13 Fasern, wird nach vorn immer schmächtiger und hört schließlich ganz auf. Die lateralen Nerven bestehen nur aus 6 Nervenfasern, erstrecken sich aber, wenn auch dünner werdend, bis zum Vorderende des Organes. In den Verlauf der beiden lateralen Nerven sind je 4 bipolare Zellen eingeschaltet, die Zellen VIII—XI und XII—XV, während der Dorsalnerv nur eine solche Zelle, die Zelle XVI, besitzt. Nach hinten geht außerdem vom Nervenring lateral je ein Nerv ab, der sich bis zum Hinterende des Organes erstreckt. In ihn ist je eine große und eine kleine Zelle eingeschaltet, die Zellen IV und VI resp. V und VII. IV und V scheinen durch eine Ringfaser verbunden. Die sämtlichen Längsnervenfasern geben in ihrem ganzen Verlauf Seitenäste ab, die in ein Netzwerk übergehen, das unter der Oberfläche des Organs liegt und von ihm aus erfolgt die Muskelinnervierung.

Nun steht dieses sympathische Nervensystem auch mit dem Zentralnervensystem in Verbindung, und zwar durch eine Nervenfaser des vorderen Lateralnerven. Diese eine Faser durchbricht ganz vorn am Oesophagus dessen cuticulare Wand und geht in eine feinere Nervenfaser über, die nach kurzem, lateral gerichteten zirkulären Verlauf nach hinten biegt. Nunmehr erkennen wir sie als die Faser, die zur Zelle 64 des Gangl. nerv. papill. lat. min. gehört und die wir früher für eine Sinnesnervenfaser gehalten haben. Diese einzige dünne Faser und Zelle vermittelt also die Beziehungen zwischen Sympathicus und Zentralorgan.

c) Geschlechtsdifferenzen im Nervensystem.

Im Laufe der Untersuchung fiel mir auf, daß die außerordentlich typische Zelle 26 des Gangl. ceph. lat. int., die durch ihre Lage ganz vorn am Oesophagus wie durch ihre Kugelgestalt auf den ersten Blick kenntlich ist, in manchen Präparaten fehlte. Da ich zu verschiedenen Zeiten je nach dem Zweck mehr männliche oder weibliche Tiere verarbeitete, kam ich auf die Idee, es möchte sich vielleicht um eine Geschlechtsdifferenz handeln. Die Erfahrung hat in der Tat diese Annahme bestätigt. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Zelle 26 nur dem männlichen Geschlecht zukommt, daß also die Geschlechter sich innerhalb des Zentralnervensystems durch den Besitz resp. Nichtbesitz eines Zellenpaares unterscheiden. Welche Bedeutung dem zukommt, ist schwer zu ermessen. Man wird aber wohl daran denken dürfen, daß das männliche Tier die umfangreichen sensibeln Zentren im Hinterende besitzt, die wohl mit dem Kopfzentrum in bestimmter Verbindung stehen, bei deren Vermittlung die Zelle eine Rolle spielen könnte.

6. Allgemeiner Teil.

Sind die Neurofibrillen das leitende Element des Nervensystems? [1])

Als S. v. APÁTHY im Jahre 1897 seine berühmte Abhandlung veröffentlichte, legte er bereits im Titel „Ueber das leitende Element des Nervensystems usw." das fest, was er für das Hauptresultat seiner Untersuchungen hielt. Er selbst hat es verschiedentlich in folgender Weise ausgedrückt: „Der wesentlichste spezifische Bestandteil des Nerven und das Nervöse überhaupt sind die Neurofibrillen." „Die Ganglienzelle . . . . ist bloß eingeschaltet in die leitende Nervenbahn, wie die einzelnen stromerzeugenden Elemente der elektrischen Batterie in den ununterbrochen leitenden Verlauf der Telegraphendrähte. Die Ganglienzellen produzieren das, was geleitet werden soll, die Nervenzellen das, was leiten soll." „Die wissenschaftliche Sicherheit der These, daß den Neurofibrillen für die Leitung der Nervenwellen eine wichtige und spezifische Bedeutung zukommt, (ist) um nichts geringer als diejenige welchen grundlegenden und zurzeit unangefochtenen Lehrsatzes der Physiologie immer" [2]). Bekanntlich haben sich begeisterte Anhänger wie heftige Gegner dieser Lehre gefunden. Für uns ist daher die erste Frage die, ob die Beweisgründe für die reizleitende Natur der Neurofibrillen der Kritik standhalten können. Ich kann mich dabei sehr kurz fassen, denn gerade eben, während ich diese Arbeit schreibe, erscheint eine Abhandlung LENHOSSÉKs (1910), in der diese Frage in genau der gleichen Weise diskutiert wird, wie ich es vorhatte, so daß ich mich einfach mit wenigen Zusätzen im folgenden an dessen Betrachtungen halten kann. Wir behaupten, daß die reizleitende Natur der Neurofibrillen eine unbewiesene Hypothese ist, gegen die sich sehr viel einwenden läßt.

1. APÁTHY und viele seiner Anhänger haben geglaubt, daß durch die morphologischen Befunde jene Annahme erwiesen sei. Das kann nicht zugegeben werden, denn alles, was dafür ins Feld geführt wird, läßt sich ebensogut mit jeder anderen Funktion der Fibrillen in Einklang bringen. Nur eine von allen Angaben APÁTHYs hätte als wirklicher Beweisgrund gelten können, wenn sie sich bestätigt hätte, die Angabe, daß die Neurofibrillen über das Ende der Nervenfasern hinausgehen und in ein diffuses Fibrillengitter übergehen, in dem die Verbindungen zwischen den einzelnen Neuronen vor sich gehen. Diese Angabe hat sich aber nicht nur nicht bestätigt, sondern APÁTHY hat auch selbst jetzt die

1) Eine kurze vorläufige Mitteilung über den Inhalt dieses Abschnittes wurde im Mai 1910 veröffentlicht (GOLDSCHMIDT 1910).

2) Zitiert nach LENHOSSÉK 1910.

nackten Fibrillen desavouiert, so daß aus all den von ihm entdeckten wichtigen Tatsachen nicht eine mehr in höherem Maße für eine leitende Funktion der Neurofibrillen herangezogen werden kann, wie für irgendwelche andere Bedeutung.

2. Der Versuch, auf physiologischem Wege die leitende Natur der Neurofibrillen zu beweisen, kann noch nicht als gelungen gelten. Die Versuche, die CARLSON (1905) einerseits, BETHE (1908) andererseits machten, aus der Leitungsgeschwindigkeit des gedehnten und verkürzten Nerven Schlüsse zu ziehen, führten zu diametral entgegengesetzten Resultaten. BETHE hält zwar die Versuche des Amerikaners nicht für beweisend, aber auch gegen seine sind, trotz der vielen Kautelen, die er anwandte, schwere Bedenken geltend zu machen, in denen ich durchaus mit LENHOSSÉK übereinstimme. Als beweisend könnten wohl nur Zahlen gelten, die direkt am zellfreien Nerven mittels der negativen Schwankung aufgenommen sind. Uebrigens fehlt es auch nicht an Physiologen, die die gesamte Versuchsanordnung für nicht zum Ziele führend halten.

3. Wenn man das vorliegende Material betrachtet, so findet man viel eher Dinge, die gegen die leitende Natur der Neurofibrillen sprechen, als umgekehrt. „Vor allen Dingen der Umstand, daß die ganze Anordnung und das Verhalten der Neurofibrillen nicht den Anforderungen entspricht, die man an exquisite Leitungsorgane stellen muß. Ihre Disposition ist, wenn man sie unter diesem Gesichtswinkel betrachtet, vielfach als unphysiologisch, um nicht zu sagen, sinnlos zu bezeichnen. Hieraus erklärt sich, warum in Wirklichkeit noch niemand etwas Greifbares, etwas wirklich Annehmbares aus ihrer Anordnung hat herauslesen können, und warum wir durch die Fibrillen, entgegen allen Erwartungen, in physiologischer Hinsicht nicht um einen Schritt weiter gekommen sind." LENHOSSÉK führt dafür folgendes an: „Was sollen die Neurofibrillen bedeuten, die in den Dendriten, oft ziemlich weit vom Zellkörper, von einem Ast in den anderen umbiegen? . . . Wie läßt es sich verstehen, daß mit den Dendriten eine so große Menge von Fibrillen dem Zellkörper zuströmt, während im Neuriten im Vergleich dazu nur eine sehr geringe Anzahl die Nervenzelle verläßt?" . . . Auch die Mindestforderung, wenn die Differenzierung von besonderen Fibrillen überhaupt einen Sinn haben soll, die isolierte Leitung, ist nicht erfüllt. Zum mindesten trifft das für die Endnetze in sensibeln wie motorischen Endorganen zu, die förmliche Sackgassen für die Erregungsleitung darstellen müßten. Hier ließen sich auch die unipolaren Ganglienzellen anführen, die ja mindestens je eine isolierte zu- und ableitende Fibrille haben müßten. Oben haben wir aber gesehen, daß diese zu einer verschmolzen sein können. Was soll überhaupt das geschlossene Netz in der Zelle, in das der Reiz gar nicht hineinkommen kann, während andererseits, wie HOFMANN und BLAAS hervorheben, es aus den motorischen Endnetzen

KOLMERS auch nicht herauskann. Sodann wird mit Recht auf die große Einförmigkeit im Verhalten der Fibrillen hingewiesen, sowohl in den Zellen als in den motorischen Endorganen. Ferner: „Gerade bei den Tiergattungen, auf die sich APÁTHYs Untersuchungen beziehen, bei Hirudineen und bei Lumbricus, treten uns Verhältnisse in der Anordnung der Neurofiblillen entgegen, die sehr geeignet sind, uns gegen die leitende Funktion der Fibrillen zu stimmen. Schon jenes merkwürdige lockere, weitmaschige Doppelgitter in einem Teil der Ganglienzellen macht mit seiner starren Regelmäßigkeit viel mehr den Eindruck einer mechanischen Struktur als eines Apparates, der sich mit den in den Ganglienzellen abspielenden nervösen Vorgängen in Zusammenhang bringen ließe. In noch höherem Maße muß aber dieser Eindruck entstehen bei der Betrachtung der Nervenfasern der Hirudineen und des Verhaltens der Neurofibrillen in ihnen. Bei der Fasergattung, die APÁTHY motorische Fasern genannt hat, sehen wir einen außerordentlich dicken Achsenzylinder, der aus einer homogenen plasmatischen Substanz besteht; nur in der Mitte gewahren wir eine einzige Neurofibrille. Dasselbe Verhalten, nur mit viel drastischerer Ausprägung jenes Gegensatzes zeigen „die drei Neurochorde" im Bauchmark des Regenwurms; auch hier weist nach den Befunden CAJALs der riesige kreisförmige Querschnitt nur eine einzige punktförmige Neurofibrille auf, gleich einer durch eine dicke Wurst gesteckten feinen Nadel. Und dieses dünne axiale Fädchen soll einzig und allein das „eigentlich Nervöse" in der dicken Faser darstellen, alles übrige nur untergeordnete Hüllsubstanz, Isolierstoff, Nährmaterial für die Fibrillen sein?"

Dem ließe sich noch vieles zufügen, manches wird noch weiterhin bei Begründung unserer eigenen Anschauung anzuführen sein. Alle diese Bedenken haben eine, allerdings nicht sehr große, Anzahl von Forschern veranlaßt, zu erklären, daß die Neurofibrillen lediglich Stützelemente des Nervensystems seien, die in irgendeiner nicht näher zu definierenden Weise das reizleitende Hyaloplasma festigen. Zu dieser Auffassung bekannten sich vor allem WOLFF (1903 - 1909), VERWORN (1908), STRASSER (1907)[1], SCHAFFER (1905). Man muß nun allerdings zugeben, daß all diese Forscher zwar reiches Material gegen die reizleitende Natur der Neurofibrillen ins Feld führen konnten, aber auch kein eigentlich positives Material für ihre Anschauungen besaßen.

Diesen zwei entgegengesetzten Anschauungen sind nun noch vermittelnde Ideengänge zuzufügen, die wohl die Mehrzahl der Neurologen für sich haben. Sie lassen die Neurofibrillen nicht als das Alleinleitende im Nervensystem gelten, wollen ihnen aber doch auch eine mehr oder minder wichtige Rolle beim Zustandekommen des Nervenprozesses zuerkennen. Innerhalb dieser Anschauungen

1) Mir unzugänglich, zit. nach LENHOSSÉK.

gibt es dann alle Schattierungen von LENHOSSÉK, der zwar erklärt, den Neurofibrillen auch eine wichtige Funktion im Nervenprozeß zuzugestehen, in seiner eigenen histogenetischen Hypothese aber fast auf dem Boden der Stützgerüstlehre steht, bis zu SCHIEFFERDECKER (1906), der an der Berührungsoberfläche der Fibrillen zum Plasma sich den Nervenprozeß abspielend denkt, so daß beiden Bestandteilen die gleiche Wichtigkeit zukommt. Einer ähnlichen vermittelnden Auffassung huldigen wohl auch RETZIUS (1905) und CAJAL, welche beiden Forscher sich allerdings besonders vorsichtig und zurückhaltend ausgesprochen haben. Nach allem, was hier kurz aufgeführt wurde, kann man wohl sagen, daß die reizleitende Natur der Neurofibrillen eine noch unbewiesene Hypothese ist, gegen die sich sehr vielerlei vorbringen läßt, daß andererseits aber auch andere über die Bedeutung der Neurofibrillen gemachte Annahmen nicht mehr als unbewiesene Hypothesen sind.

Nun scheint mir, daß bei Betrachtung des Fibrillenproblems meist ein Punkt außer acht gelassen wird. Die Nervenzellen sind ja nicht völlig für sich stehende Gebilde, sondern stellen Zellen dar, wie alle anderen Zellen des Organismus auch. Wenn sie auch für besondere Funktionen spezialisiert sind, so müssen doch auch für sie die gleichen Gesetzmäßigkeiten gelten, die für die gesamte Zellenlehre erkannt sind. Gehören doch auch Reizempfindlichkeit und Reizleitung zu der primären Fähigkeit des undifferenzierten Protoplasmas. Wenn wir also in Nervenzellen ein charakteristisches Strukturelement finden, so müssen wir uns zuerst die Frage vorlegen, ob dies nicht als Ausdruck allgemein-gültiger Gesetze der cellulären Differenzierung aufgefaßt werden kann. Die Auffassung wird ceteris paribus die beste sein, die sich am selbstverständlichsten aus den für die Gesamtheit der Zellen erkannten Gesetzmäßigkeiten ergibt. In diesem Punkte konnte bisher die APÁTHYsche Lehre entschieden sich als die bestbegründete bezeichnen. Denn sie stützt sich auf die vielfach als Grundlage der Histologie angesehene Lehre MAX SCHULZES, daß die Differenzierung der indifferenten Zelle zum spezifizierten Gewebselement durch Abscheidung für die spezielle Funktion bestimmter Plasmaprodukte vor sich geht. Die Muskelzelle bildet kontraktile Fibrillen, die Bindegewebszelle Stützfibrillen, die Nervenzelle muß also leitende Fibrillen produzieren. Einer so breiten Grundlage, gegeben in Elementargesetzen der Histologie, konnte sich bisher keine der anderen Anschauungen über die Natur der Neurofibrillen rühmen. Der Moment aber, glaube ich, ist jetzt gekommen, wo das anders wird. Die Forschungen der letzten Jahre haben eine für das Gesamtgebiet der Zellenlehre gültige Gesetzmäßigkeit enthüllt, die uns nun auch den Schlüssel zum Verständnis der Bedeutung der Neurofibrillen auf breitester cytologischer Basis liefert. Sie ist gegeben in dem KOLTZOFFschen Prinzip, dessen Betrachtung wir uns jetzt zuwenden.

Nachdem mehrere Forscher wie DREYER (1892), BÜTSCHLI (1892), GURWITSCH (1903) dem Gedankengang schon ziemlich nahe gekommen waren, hat KOLTZOFF (1906, 1908) den folgenden Gedankengang durchgeführt und seine Richtigkeit durch Beobachtungen wie schöne Experimente bewiesen: „Die erste Frage, die an den Biologen herantritt, welcher das Leben der Zelle mit den physikalischen Gesetzen in Einklang zu bringen sucht, ist die Frage vom Aggregatzustande des Protoplasmas. Stellt das Protoplasma eine feste oder eine flüssige Substanz dar? In dieser Beziehung gehen die Ansichten der Biologen weit auseinander, da das Protoplasma zweifellos die Merkmale sowohl fester als auch flüssiger Körper aufweist. Der Hauptunterschied des festen Aggregatzustandes vom flüssigen, der Unterschied, durch welchen sämtliche übrigen bedingt werden, besteht in dem Widerstande, den ein jeder feste Körper einer Deformation durch Entwicklung der Elastizitätskraft bietet, wogegen die flüssigen Körper keine solche Elastizität offenbaren, d. h. der Deformation nicht widerstreben. Hieraus folgt, daß einem jeden festen Körper eine bestimmte Form eigen ist, was bei einer Flüssigkeit nicht der Fall ist. Dieselbe nimmt, im Gegenteil, die Form des sie einschließenden festen Körpers an oder gelangt, wenn sie von einer anderen Flüssigkeit umgeben wird, in den Gleichgewichtszustand, welcher sowohl durch die Kohäsion der Flüssigkeitsteilchen untereinander, als auch durch die Adhäsion ihrer Partikel mit denen der umgebenden Flüssigkeit bedingt wird. Eine für die Flüssigkeit außerordentlich bezeichnende Form ist die kugelige. Diese Form nimmt ein Flüssigkeitstropfen in dem Falle an, wenn er nicht der Wirkung irgendwelcher, in bestimmter Richtung orientierter Kräfte unterworfen ist; so z. B. ein in einer anderen Flüssigkeit von demselben spezifischen Gewicht suspendierter Tropfen, wie in dem bekannten PLATEAUschen Experiment.

Für den Biologen, der sich mit der Frage vom Aggregatzustande des Protoplasma beschäftigt, ist dies Bestreben des Flüssigkeitstropfens, Kugelform anzunehmen, als wichtiges Merkmal eines flüssigen Aggregatzustandes von großer Bedeutung. Wir können ein solches Bestreben in sehr vielen Fällen beobachten. In erster Linie ist die Kugelgestalt unter den Zellen eine sehr verbreitete; als Beispiel können die Eier der meisten Tiere und Pflanzen angeführt werden. Wenn im Körper der mehrzelligen Organismen die kugelige Gestalt der Zelle zu den verhältnismäßig selten vorkommenden gerechnet werden muß, so steht dies mit dem gegenseitigen Druck, den die Zellen aufeinander ausüben, in Zusammenhang, weshalb dieselben auch nicht mit freien Flüssigkeitstropfen verglichen werden können. Wenn wir aber die innige Verbindung der Zellen auflösen, z. B. das Gewebe der Leber zerzupfen oder eine Seeigelblastula nach der HERBSTschen Methode durch kalkfreies Seewasser in die sie zusammensetzenden Blastomeren auflösen, so können wir uns davon überzeugen, daß die Zellen nach

beseitigtem Druck Kugelform annehmen. Für viele einzellige Organismen, welche als freilebende Zellen eine bestimmte oder veränderliche, von der kugelförmigen abweichende, Gestalt aufweisen, ist die Fähigkeit, z. B. bei der Encystierung Kugelform anzunehmen, bezeichnend. Wenn wir künstlich ein Teilchen Protoplasma einer Amöbe, eines Myxomycetenplasmodiums, oder endlich einer Epithelzelle eines höheren Tieres abschneiden, so können wir die Beobachtung machen, daß das losgelöste Protoplasmaklümpchen in der Regel unverzüglich die Gestalt eines sphärischen Tropfens annimmt. Der Kern hat innerhalb der Zelle meistens auch ein kugeliges Aussehen und erscheint als ein in einen anderen Flüssigkeitstropfen eingeschlossener Tropfen. In dieser Beziehung sind die Experimente ALBRECHTS (1903) von bedeutendem Interesse.

Dieser Forscher befreite die Kerne zweier Zellen aus denselben und brachte sie einander näher, worauf dieselben gleich Tropfen einer beliebigen Flüssigkeit, in dem Bestreben, bei gegebenem Volumen eine möglichst kleine Oberfläche darzubieten, in einen größeren kugeligen Tropfen zusammenflossen.

In den Fällen, wo ein ähnliches Verhalten nachgewiesen werden kann, sind wir zur Annahme berechtigt, daß wir es mit wirklich flüssigem Plasma zu tun haben. Häufig können wir uns mit noch größerer Augenscheinlichkeit hiervon überzeugen, wie dies in erster Linie PFEFFERS (1896) Experimente bewiesen haben. Dieser Forscher führte Kristalle verschiedener, schwerlöslicher Substanzen in das Protoplasma eines Myxomycetenplasmodiums ein. Anfangs erschien der feste Kristall von allen Seiten von Protoplasma umgeben. Als jedoch der Kristall nach und nach anfing, sich aufzulösen, begann auch die Bildung eines Flüssigkeitstropfens, einer Vakuole. Eine solche Vakuole nahm meistens streng kugelige Form an und war folglich nicht dem Einfluß irgendwelcher lokalisierter Kräfte von seiten des umgebenden Protoplasmas unterworfen, was die unausbleibliche Folge des Vorhandenseins einer Elastizität in Protoplasma gewesen wäre: wenn die Vakuole während ihrer Vergrößerung auf Sandkörnchen oder sonstige feste Körper stößt, so kann sie unmöglich ihre Kugelgestalt beibehalten. Dieses Experiment können wir als direkten Hinweis darauf betrachten, daß sich das Protoplasma in gegebenem Falle wirklich in einem flüssigem Aggregatzustande befindet.

So weist denn eine ganze Reihe von Tatsachen darauf hin, daß in vielen Fällen sowohl das Protoplasma (unter dieser Bezeichnung ist die Substanz des eigentlichen Zellkörpers zu verstehen), als auch das Karyoplasma sich in flüssigem Aggregatzustande befinden. Dagegen lassen sich andererseits einige charakteristische Eigenschaften fester Körper in der Zelle als nicht weniger verbreitet bezeichnen. Neben kugeligen Zellen und solchen, die die Fähigkeit, Kugelgestalt anzunehmen besitzen, stoßen wir auf eine ganze Reihe von Zellen, denen eine

bestimmte, häufig höchst komplizierte Form eigen ist, die von dem von den Nachbarzellen ausgeübten Drucke völlig unabhängig ist. Als einfachstes Beispiel mögen die mit fester Cellulosemembran umgebenen Pflanzenzellen dienen, und wir wollen diesen Fall eingehender analysieren.

Eine typische pflanzliche Zelle, z. B. die Zelle einer beliebigen Seealge, weist eine bestimmte, sagen wir eine zylindrische oder prismatische, Form auf. Auf Textfig. . . . ist eine solche, unter natürlichen Bedingungen, d. h. in Seewasser beobachtete Zelle dargestellt. Wir können eine Membran, gewöhnlich mit abgerundeten Ecken (bezw. Kanten), und darunter eine Plasmaschicht mit einer großen Vakuole erkennen. Der Inhalt dieser Vakuole ist dem umgebenden Medium — in gegebenem Falle also dem Seewasser — annähernd isotonisch; weshalb dies nur annähernd der Fall ist, wird weiter unten genauer erörtert werden. Wenn wir die übliche Plasmolyse hervorrufen, indem wir das gewöhnliche Seewasser durch konzentriertes ersetzen, so löst sich das Protoplasma von der Zellmembran los und nimmt die Gestalt einer Kugel an, welche die bedeutend an Größe abnehmende Vakuole enthält. Letztere wird bei diesem Prozeß auch kugelig: das flüssige Protoplasma bietet diesem keinen Widerstand, während die Vakuole im gewöhnlichen Seewasser, dank dem Widerstand der festen Zellmembran, nicht imstande ist, eine solche Gestalt anzunehmen. Die Membran selbst verändert auch in gewisser Beziehung ihre Form, nachdem sich das Protoplasma bei der Plasmolyse losgelöst hat: die Ecken werden bedeutend spitzer. In dem auf Fig. . . . wiedergegebenen Stadium hat die feste Membran ihren natürlichen Zustand angenommen, da auf dieselbe sowohl von außen als auch von innen gleiche Kräfte, in diesem Falle der osmotische Druck des konzentrierten Seewassers einwirken; einen solchen natürlichen Zustand bewahrt die Membran auch nach dem Tode der Zelle, wenn das Protoplasma durch Fäulnis zerstört ist. Die abgerundeten Ecken des auf Fig. . . . dargestellten Stadiums beweisen, daß die feste Zellmembran sich hier nicht in ihrem natürlichen, sondern in einem Zwangszustand befindet. Die zur Herbeiführung eines solchen Zwangszustandes nötige Kraft verdankt ihren Ursprung dem inneren Turgor der Zelle, d. h. dem Ueberschuß (T) des inneren osmotischen Druckes (J) über den äußeren (E): $J = E + T$. Die Kraft T ist nicht gleichmäßig auf die ganze Oberfläche verteilt, sondern steht zu dem Krümmungsradius in umgekehrt proportionalem Verhältnis; aus diesem Grunde drückt sich ihre Wirkung auch in dem auf Fig. . . . wiedergegebenen Stadium zu allererst in der Abrundung der Ecken aus. Wir können die Kraft T durch Ueberführung der Zelle in verdünntes Seewasser vergrößern: da die in der Vakuole enthaltenen Salze die semipermeable Protoplasmaschicht nicht durchdringen können, so tritt das Wasser von außen in die Vakuole ein und die Zellmembran wird noch stärker ausgedehnt (Fig. . . .),

wodurch die ganze Zelle kugelige Gestalt anzunehmen strebt. Im Idealfalle kann die Zelle bei genügend intensiver Wirkung der Kraft T in stark verdünntem Seewasser völlig kugelige Gestalt annehmen (Fig. . . .), ähnlich wie eine elastische Kautschukfigur („sterbender Teufel") durch starkes Aufblasen beinahe kugelförmig ausgedehnt wird. An pflanzlichen Zellen (allerdings bei einer sehr unbedeutenden Anzahl von Objekten) ist mir dies jedoch nicht geglückt: in stark verdünntem Seewasser platzte die Zellmembran entweder auf, oder, was noch häufiger vorkam, die semipermeable Plasmaschicht wurde zerstört; in letzterem Falle treten die Salze aus der Vakuole aus, die Kraft E gleicht sich mit J aus, und die Zellmembran kehrt wieder zu ihrem natürlichen Zustand der Fig. . . . zurück.

In diesem einfachsten Falle wird die Form der Zelle nicht durch das Protoplasma, welches hier alle Eigenschaften des flüssigen Amöbenplasma beibehält und von einem zylindrischen Gefäß aus fester Substanz umgeben ist, bedingt. Doch muß man hinzufügen, daß vom theoretischen Standpunkte keineswegs die Notwendigkeit vorliegt, daß das die Form des Flüssigkeitstropfens bestimmende Gefäß durchaus von allen Seiten geschlossen sein muß. PLATEAUs Experimente haben deutlich genug bewiesen, daß man einen Flüssigkeitstropfen die verschiedenartigsten Formen annehmen lassen kann, je nachdem man denselben der einen oder anderen benetzbaren Drahtfigur adhäriert. Adhärieren wir den Tropfen einem Ringe, so erhalten wir die Form einer mehr oder weniger konvexen Linse; verwenden wir hierzu zwei Ringe, so nimmt derselbe eine zylindrische, bezw. bei Entfernung der Ringe voneinander, eine sanduhrförmige Gestalt an; lange und dünne Zylinder — flüssige Fäden — lassen sich durch Einführung von Flüssigkeit in eine Spirale mit engen Windungen erzielen; bei genügender Benetzbarkeit, d. h. genügend starker Adhäsion des festen und flüssigen Stoffes bildet sich um den festen Faden eine zylindrisch flüssige Hülle usw. Die Oberflächenkrümmung der Flüssigkeit läßt sich in jedem gegebenen Falle mit mathematischer Genauigkeit berechnen.

Soviel mir bekannt, sind diese Experimente PLATEAUs bis heute noch von niemandem mit genügender Bestimmtheit zur Erklärung der Zellform verwendet worden, wenngleich die Vereinigung von flüssigem Protoplasma mit festen, formativen Gebilden besonders unter den tierischen Zellen, welche der für die Pflanzenzellen so charakteristischen festen Zellmembran entbehren, eine sehr verbreitete ist. Und eben durch das Vorhandensein solcher, entweder der Oberfläche des flüssigen Protoplasmas adhärierter, oder in derselben eingeschlossener fester Fäden, Netze u. a., welche meist ohne Zuhilfenahme der speziellen Methodik schwer zu erkennen sind, läßt sich, wie ich weiter unten zu beweisen suchen werde, die ganz bestimmte äußere Form der tierischen Zelle oder ihrer Teile erklären.

Die feste Membran der pflanzlichen Zellen erscheint auf den ersten Blick in

keinerlei Beziehung zu dem lebenden flüssigen Protoplasma zu stehen, und man könnte zur Annahme geneigt sein die Entwicklung der „toten" festen Membran hätte keinerlei Bezug auf die Frage von dem Aggregatzustande der lebenden Substanz. Doch eine ganz andere Anschauung müssen wir uns von den im Protoplasma enthaltenen festen Fäden, Netzen etc. bilden. Wie wir weiter unten sehen werden, nehmen häufig so wichtige Bestandteile der Zelle, wie die Zentralkörper, an der Bildung formativer Elemente Anteil; auch das Chromatin tritt in vielen Fällen als fester Stoff auf. So steht denn das Studium der festen formativen Gebilde in der Zelle, von welchen auch, in bezug auf die Decapodenspermien, das gegenwärtige Kapitel handelt, mit der Frage vom Aggregatzustande des Protoplasmas in engstem Zusammenhange.

Die hier gebotene Lösung der Frage besteht in folgendem: Die Zelle stellt in den meisten Fällen einen aus flüssiger Substanz und festen Elementen bestehenden Mechanismus dar. Im biophysikalischen Sinne den Bau einer Zelle von bestimmter Gestalt erklären, bedeutet: in derselben feste formative Gebilde entdecken, und zeigen, wie letztere die ihnen adhärierenden flüssigen Bestandteile des Protoplasmas zusammenhalten."

KOLTZOFF beweist nun diese seine zweifellos unanfechtbare Annahme durch Beobachtungen über das Skelett der am kompliziertesten geformten Zellen, die wir kennen, der Spermatozoen. Ueberall ist er imstande, das zweckdienliche Skelett nachzuweisen und durch Osmoseexperimente seine Funktion darzutun. Natürlich versucht er dann auch weiterhin die Gültigkeit seines Prinzips für die verschiedensten in Betracht kommenden Zellarten nachzuweisen und führt mancherlei wertvolles Material an über Protozoen, Blutkörperchen, Epithelzellen, Muskelzellen. Natürlich vergißt er auch nicht die Ganglienzellen, von denen er kurz schreibt „Es läßt sich wohl kaum bezweifeln, daß die Nervenzellen und die Nerven ein festes Skelett besitzen. Es scheint mir völlig unwahrscheinlich, daß im tierischen Organismus gleichzeitig Tausende und Millionen an bestimmten Punkten ihren Anfang nehmende und endigende flüssige Nervenfäden existieren können. Man kann die Form der Nerven nicht den festen Membranen — der Myelin- und SCHWANNschen Membran — zuschreiben, da dieselben unter Umständen auch gänzlich fehlen können. Zweifellos wird ein jeder Achsenzylinder, ein jeder Fortsatz der Nervenzelle durch ein festes Skelett gestützt. Und mir scheint, wir werden kaum fehlgehen, wenn wir als formative Gebilde der Nerven die sogenannten Nervenfibrillen APÁTHYs und BETHEs auffassen. Bei Betrachtung der Fig. 30[1]) wird es uns klar, daß das Vorhandensein dieser festen Fibrillen eine vollständig genügende Erklärung der Nervenzelle mit ihren Verzweigungen bietet,

1) Eine Wirbeltierganglienzelle nach BETHE.

auch sind die Fibrillen so angeordnet und in einer solchen Anzahl vorhanden, daß es ganz natürlich ist, in ihnen formative Gebilde zu erblicken. Die Fibrillen werden häufig als die Leiter des Nervenstromes angesehen und dieses kann selbstverständlich auch wirklich ihre Hauptfunktion bilden, während die formative nur die Bedeutung einer nebensächlichen Funktion hat. In diesem Falle muß man bei der Aufstellung der Theorie der Nervenströme auch dem Umstande Rechnung tragen, daß dieselben durch feste Leiter — Fibrillen — geleitet werden oder zum mindesten, daß diese Leiter aus Neurogel bestehen."

KOLTZOFF spricht hier also deutlich die Anwendung seines Prinzips auf die Neurofibrillen aus, wenn er auch noch der herrschenden Lehre einige Konzessionen macht. Zu letzteren liegt aber gar kein Grund vor. Denn wenn sich beweisen läßt, daß die Neurofibrillen wirklich ein Skelett im Sinne des KOLTZOFFschen Prinzips sind, so ist damit ihre Funktion zur Genüge erklärt und jede weitere Annahme überflüssig. Bevor wir das versuchen, seien aber noch ein paar Anwendungen des Prinzips angeführt, die als Grundlagen für das Weitere dienen können.

Seine erste Feuerprobe muß es bestehen bei der Bildung einfacher Protoplasmafäden, wie sie in gewissen Pseudopodien der Rhizopoden gegeben ist. Während die Bildung vergänglicher lappiger Pseudopodien (Typus Amoeba proteus) durch Anhomogenität der Oberflächenspannung genügend erklärt wird, versagt die Erklärung sofort, sobald langfingerförmige oder fädige Pseudopodien auftreten, die längere Zeit unverändert bleiben. Schon aus der bloßen Betrachtung solcher z. B. bei Foraminiferen hat man darauf geschlossen (BÜTSCHLI 1892), daß sich temporär in ihnen eine feste Achse bilden müsse. Dieses aus obigem Prinzip abgeleitete Postulat vermochte ich selbst (GOLDSCHMIDT 1906) für eine Mastigamöbe zu beweisen. Diese Amöbe bildet fingerförmige Pseudopodien, die oft lange, auch während des Schwimmens mit der Geißel erhalten bleiben. An ihrer Bildung beteiligen sich, wie nebenstehende Textfig. 7 lehrt, fädige Fortsätze des Entoplasma, die als Achsenfäden der Pseudopodien funktionieren. Ueberall, wo ein Pseudopod gebildet werden soll, tritt ein Faden zur Oberfläche, über die er als feste Achse vorwachsend das weiche Plasma vorschiebt und so ein Pseudopod

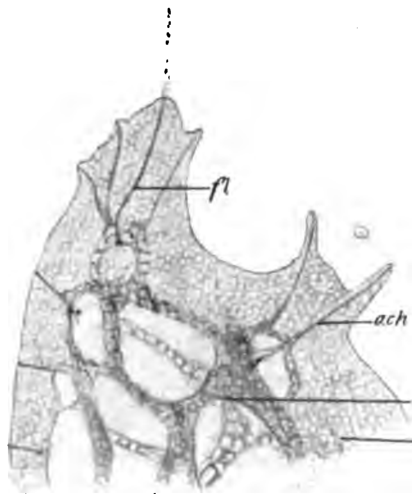


Fig. 7. Vorderende von Mastigella vitrea GOLDSCHM. beim Kriechen. Vorschieben der Pseudopodien durch Achsenfäden (*ach*). *fl* Geißel. (Naeh GOLDSCHMIDT 1906.)

entstehen läßt. Wir werden später bei Besprechung der LENHOSSÉKschen Hypothese auf diesen Punkt zurückkommen. Es ist bekannt, daß das Prinzip dann besonders klar in die Erscheinung tritt, wenn fädige Pseudopodien als dauernder Zustand vorhanden sind, z. B. bei Heliozoen, wo die Achsenfäden der Pseudopodien ja so leicht im Leben zu sehen sind, und es ist ebenso bekannt (siehe z. B. GOLDSCHMIDT 1906), daß von solchen Pseudopodien aus alle Uebergänge zu Geißeln vorhanden sind. Deren Achsenfaden ist ja ein altes Postulat der Flimmerzellenphysiologie, in neuester Zeit ist es durch meinen Schüler ERHARD (1910) morphologisch wie experimentell bewiesen worden. Nehmen wir dazu das zahlreiche Material, das KOLTZOFF für fädige Spermatozoen beibrachte, so kann man sagen, daß für alle fadenförmigen Protoplasmagebilde die Existenz eines formbestimmenden Skeletts bewiesen ist.

Eine zweite Gruppe plasmatischer Gebilde, die nach obigem eines Zellskelettes bedürfen, sind Zellen, die nach ihrer Lage im Gewebe oder nach ihrer Funktion Deformationen ausgesetzt sind, die nur durch ein elastisches Binnenskelett verhindert resp. rückgängig gemacht werden können. Um nur einige Beispiele zu nennen, so gehören hierher Drüsenzellen, die inmitten von Epithelien gelegen sind, wie es z. B. die LEYDIGschen Zellen der Amphibienhaut sind. Sie sind an ihrer Oberfläche ausgekleidet von einem engmaschigen Netz fester Fäden, dem LANGERHANSschen Netz, das die Zelle gegen den deformierenden Druck der Umgebung schützt. Hierher gehören die verschiedensten Fibrillenbildungen in Epithelzellen, z. B. des Isopodendarms, gehören die Schlußleistensysteme von Epithelzellen, möglicherweise die Spiralfäden der Drüsenzellen der Myxinehaut, die RETZIUS schilderte und vielerlei anderes. Den reinsten Typus dieser Gruppe bilden natürlich die Muskelzellen, für die ich erst kürzlich (1909) den Gegenstand ausführlich darstellte, weshalb auf jene Arbeit verwiesen sei. Das für uns hier Wesentliche an all jenen Beobachtungen ist, daß die betreffenden Zellen ein nach den mechanischen Bedürfnissen angeordnetes Skelett besitzen, welches aus feinsten, nur mit besonderen Methoden darstellbaren Fibrillen besteht, die isoliert im Plasma verlaufen oder sich zu Netzbildungen vereinigen können.

Es bedarf wohl nun keiner besonderen Erörterungen, um aus all dem mit unabweislicher Notwendigkeit den Schluß zu ziehen, daß auch die Nervenzellen und Fasern eines Skeletts bedürfen, welches einmal als formbestimmendes und sodann als formerhaltendes Element in der Zelle wirkt. Das ist ein aus den oben aufgeführten Gesetzen der Zellphysik mit zwingender Notwendigkeit abzuleitendes Postulat, wenn anders man nicht die unsinnige Annahme machen will, daß die Nervenzellen außerhalb der für andere Zellen gültigen Gesetze stehen. Würde einem nun aber

die Aufgabe gestellt, auf Grund der bisherigen Erfahrungen für die Nervenzellen und -fasern, wie für die Sinneszellen das adäquate Skelett zu konstruieren, so würde das Resultat in Bildern bestehen, die sich genau mit den Bildern des Neurofibrillenverlaufs decken. Und so behaupten wir, daß die Neurofibrillen nichts anderes sind, als das nach dem KOLTZOFFschen Prinzip zu postulierende Zellskelett, mithin der notwendige morphologische Ausdruck einer zellphysikalischen Gesetzmäßigkeit. Ihre Existenz wie Anordnung ist dadurch genügend erklärt und es bedarf keiner weiteren Annahmen über ihre Funktionen, zumal nicht solcher, die weder bewiesen, noch mit so vielen Tatsachen unvereinbar sind. Es möchte mir scheinen, daß unsere Behauptung so selbstverständlich und einleuchtend ist, daß sie gar keiner weiteren Beweise bedürfte. Trotzdem will ich versuchen auch solche im folgenden beizubringen, mich auf anderer wie eigene Untersuchungen stützend.

Wenn wir versuchen wollen, für die Richtigkeit unserer Annahme überzeugende Beweisgründe beizubringen, so ist natürlich zuerst zu prüfen, ob im Bau der Nervenelemente und im Verhalten der Fibrillen die notwendige Grundlage für jene Deduktion gegeben ist. Eine erste Voraussetzung ist natürlich, daß das Plasma der Nervenzelle in gleicher Weise flüssigen Aggregatzustand besitzt, wie das irgendeiner anderen Zellart. Natürlich verstehe ich unter Plasma das gleiche, was man stets unter Protoplasma versteht, und was man bedauerlicherweise in der Neurologie neuerdings stets Interfibrillärsubstanz nennt, wozu nicht der geringste Grund vorliegt und was nur dazu dient, noch mehr vergessen zu machen, daß die Nervenzelle auch eine Zelle wie andere ist. Eines besonderen Beweises für diese flüssige Natur bedarf es wohl nicht, da er überhaupt für das Protoplasma erbracht ist. Ein solcher Beweis tritt aber außerdem jedem, der sich mit Nervenzellen beschäftigt, öfter als ihm lieb ist entgegen in unbeabsichtigten Plasmolyseexperimenten, wenn die Zelle bei der Fixierung aus ihrer Gliakapsel herausschrumpft, wenn sich durch Platzen von Alveolen große Vakuolen bilden usw. Ebensowenig wird es irgendwelchem Widerspruch begegnen können, daß die Neurofibrillen feste und elastische Fäden sind. APÁTHY selbst hat dafür die Beweise erbracht und sie sind leicht zu bestätigen. Besonders klar zeigt sich ja die Elastizität in dem Verhalten im verkürzten Nerv. Die Festigkeit tritt aber besonders in der Widerstandsfähigkeit gegenüber äußeren Einflüssen zutage. Ich habe schon 1903 darauf hingewiesen, „daß ich im allgemeinen die Neurofibrillen in den Nerven dann am schönsten fand, wenn sowohl letztere als auch die übrigen Gewebe histologisch am schlechtesten erhalten waren“ und auf eine Angabe von S. MEYER (1902) hingewiesen, der in bezug auf die Darstellung der

Neurofibrillen schrieb: „Auf Frische des Materials ist nicht so großes Gewicht zu legen; ich habe an Gehirnen von Ostseeheringen, die meist nicht sehr frisch auf den Markt kommen können, die Fibrillen sehr gut erhalten gesehen." Dazu vergleiche man, was jüngstens LENHOSSÉK über die intakte Erhaltung der Fibrillen in einem halbverfaulten Hühnerembryo schrieb und die analogen Angaben von PRATI (1909)[1]. Dieser Punkt bedarf also keiner weiteren Erörterung.

Eine weitere Voraussetzung für die Richtigkeit unserer Argumentation ist die, daß die Neurofibrillen morphologisch identisch sind mit typischen Skelettfibrillen anderer Zellen. Auch dies ist nicht schwer zu beweisen, denn alle die Charakteristika der Neurofibrillen, die man kennt, stimmen auch für jene Fibrillen. Die Zartheit, die Ganzrandigkeit, der geschlängelte Verlauf in kontrahiertem Zustand. Aber auch das mikrochemische Verhalten ist so ähnlich, ja identisch, daß APÁTHY selbst ja dadurch getäuscht wurde. Ein paar Beispiele seien dafür angeführt. Ich habe kürzlich (1909) ausführlich das von APÁTHY entdeckte Skelett der Ascarismuskelzelle beschrieben und den wohl kaum zu widerlegenden Beweis seiner Skelettnatur erbracht. APÁTHY aber hatte die Fibrillen für Neurofibrillen gehalten, weil sie sich morphologisch wie färberisch nicht von ihnen unterscheiden. Bekanntlich hat APÁTHY aus dem gleichen Grunde auch die Fibrillen des Basalkegels der Flimmerzellen für Neurofibrillen erklärt, worin ihm allerdings niemand folgte. Jetzt ist durch ERHARD (1909) der Beweis für ihre Skelettnatur erbracht. Oder man vergleiche die Darstellung, die KOLTZOFF von den Skelettfibrillen der Spermien gibt, stets identisches Verhalten wie die Neurofibrillen. Aus unserem hier behandelten Objekt seien ebenfalls ein paar Beispiele herangezogen, die auf Taf. 22 abgebildet sind. Es handelt sich um Skelettfibrillen in verschiedenen Zellarten des Ascariskörpers, worauf wir gleich noch zurückkommen werden, die, wie die Figuren 106, 107, 108, 109, 111, 112 zeigen, genau wie Neurofibrillen aussehen und sich färben. Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, daß weitere Untersuchungen über das Zellskelett weitere solche Identitäten aufzeigen werden. Die Schwierigkeiten solcher Studien bestehen ja auch gerade darin, daß die Skelettfibrillen so schwer darzustellen sind. An diesem Punkt darf wohl auch darauf hingewiesen werden, daß Neurofibrillen und Fibrillen des Zellskeletts die gleiche Entwicklung haben. Denn wie MEVES (1908) einerseits, KOLTZOFF (1906) andererseits nachwiesen, nehmen beide aus Mitochondrien ihren Ursprung.

Der wichtigste Punkt ist natürlich der, ob die Neurofibrillen eine Anordnung in der Zelle besitzen, wie sie das KOLTZOFFsche Prinzip erfordert und andere Skelettfibrillen besitzen. Daß diese Forderung in eklatantester Weise erfüllt ist,

---

1) Zitiert nach LENHOSSÉK.

daran kann wohl am wenigsten gezweifelt werden. Für einen Protoplasmafaden, wie es die Nervenfaser ist, erfordert das Prinzip eine Achse fester Fibrillen, wie oben ausgeführt wurde. Daß die Neurofibrillen das auf das schönste erfüllen, bedarf keiner weiteren Worte. Ich will nur darauf hinweisen, wie es so kommen kann, daß andere, sicher nicht nervöse faserförmige Elemente, genau das Aussehen von Nervenfasern zeigen. Man betrachte z. B. in Fig. 106 die Fortsätze der Stützzellen der Halspapille, ebenso in Fig. 107 oder noch schöner in Fig. 112 die fibrilläre Achse eines pseudopodienartigen Astes der riesigen phagocytären „büschelförmigen“ Zellen. In Fig. 111 ist ein schiefer Querschnitt durch einen ebensolchen Plasmaast wiedergegeben, und man sieht, daß die Fibrillen den auch für Nervenfasern bekannten röhrenförmigen Anordnungstypus haben, Beispiele, die sich beliebig vermehren lassen.

Hier ist nun auch der Punkt, an dem LENHOSSÉKs neuester Versuch, die Funktion der Neurofibrillen zu erklären, anzuführen ist. Er geht von der Tatsache aus, daß sich die Fibrillen sehr früh in den embryonalen Zellen anlegen und dann mit dem auswachsenden Nervenfortsatz vorwachsen. Letzterer wächst durch die Gewebe hindurch geradenwegs auf sein Ziel los, muß also mechanischen Widerstand überwinden. Dazu braucht er eine gewisse Festigkeit, die der weiche Protoplasmafaden nicht besitzt und sie wird ihm eben durch die feste Fibrillenachse verliehen. Die Fibrillen sind also Bildungen, die in erster Linie auf die Erscheinungen der Histogenese der Nervenelemente bezogen werden müssen. „Die Neurofibrillen sind also in erster Reihe Stützgebilde, aber nicht in Beziehung auf die entwickelten Nervenelemente, sondern auf die in Entwicklung begriffenen.“ Im ausgebildeten Nervensystem stellen sie mehr rudimentäre Organe dar.

Es ist klar, daß wir den Grundgedanken der Ausführungen LENHOSSÉKs bedingungslos anerkennen müssen, denn für unseren Standpunkt ist er ein logisches Postulat. Ich erinnere an meine oben zitierte Darstellung des Vorschiebens eines Pseudopods mittels eines festen Achsenfadens, ebenso wie der Cilienverlängerung nach mir und ERHARD. Daß ein auswachsender Nervenfaden genau die gleichen Vorrichtungen erfordert, ist klar, und so freue ich mich, daß LENHOSSÉK, ohne von jenem cytologischen Prinzip auszugehen, doch in diesem Punkt zum harmonierenden Resultat kam. Natürlich kann ich aber nicht zustimmen, daß diese histogenetische Erklärung allein die Existenz der Neurofibrillen rechtfertigt; denn das gleiche Gesetz gilt ebenso für die fertigen wie für die wachsenden Fasern und zeitlebens bedarf die Faser ihres Skelettes, wenn sie nicht zerfließen soll. So muß LENHOSSÉKs Erklärungsversuch dem weitergreifenden mittels des KOLTZOFFschen Prinzips eingeordnet werden und erhält so seinen Platz in einem wohlgegründeten Gebäude cytologischer Gesetz-

mäßigkeiten. Natürlich werden dadurch auch alle Schwierigkeiten, die LENHOSSÉK selbst seiner Idee entgegenstehen sah, beseitigt.

Sind so für die Nervenfasern die geforderten Voraussetzungen erfüllt, so trifft sicher auch das gleiche für die Ganglienzellen selbst zu. Man braucht ja nur einen Blick auf APÁTHYs Hirudineenzellbilder zu werfen, um sogleich die Erfüllung eines mechanischen Prinzips in der Anordnung der Fibrillen zu erkennen, worauf auch LENHOSSÉK hinweist. Das gleiche gilt, wie KOLTZOFF schon betonte, für die Wirbeltierzellen und man kann wohl sagen, daß uns viele Tatsachen der Fibrillenanordnung bekannt sind — einige sind schon in der Einleitung des Kapitels genannt — die sich nicht mit der leitenden Natur der Fibrillen vereinigen lassen, aber keine, die nicht mit den mechanischen Postulaten des KOLTZOFFschen Prinzips übereinstimmen. Es geht das so selbstverständlich aus der allbekannten Art der Fibrillenanordnung hervor, daß es wohl keiner weiteren Erörterungen bedarf. Und so glaube ich, daß in Bau, Verhalten und Anordnung der Neurofibrillen alle Voraussetzungen auf das vollkommenste erfüllt sind, die ihre Funktion als Zellskelett im Sinne des KOLTZOFFschen Prinzips erfordert.

Alle bisher zugunsten unserer Anschauung vorgebrachten Tatsachen scheinen mir bereits genügend überzeugend zu sein, um ihre Richtigkeit zu erweisen. Ich glaube ihnen aber aus vorliegender Untersuchung noch weiteres Material hinzufügen zu können, das als direkte Beweise besonders schwer in die Wagschale fällt. Als solche betrachte ich die folgenden Tatsachen:

1. Es wurde oben eingehend geschildert, in welch merkwürdigen Beziehungen die gliösen Hüllen der Ganglienzellen zu dem Neurofibrillenapparat stehen. Das wesentliche Resultat war das, daß in den sogenannten radiär gestreiften Ganglienzellen die in die Zelle eindringenden Gliafäden mit den Neurofibrillen der Zelle in Kontinuität sind. Es ist also aus der Kontinuität nicht nervöser Fäden mit den Neurofibrillen der Schluß zu ziehen, daß letztere auch nicht nervöser Natur sind. Der Schluß ist um so zuverlässiger, als die beiden Fadensysteme zusammen einen allen mechanischen Anforderungen genügenden Stützapparat der Zelle liefern. Das Prinzip ist dabei genau das gleiche wie bei der Hirudineenganglienzelle, indem die radiären, die beiden Fibrillengitter verbindenden Neurofibrillen in derselben Weise funktionieren, wie bei Ascaris die Gliafäden: der gleiche mechanische Effekt ist mit verschiedenen Mitteln erreicht, wie die Textfig. 8 (p. 322) demonstriert.

Es wäre nun ein sehr merkwürdiger Zufall, wenn derartige Verhältnisse nur bei *Ascaris* vorkämen. Ich zweifle nicht, daß, wenn darauf geachtet wird, noch manch weiteres Material bekannt werden wird. Einiges wenige liegt aber auch jetzt bereits in der Literatur vor, das mir besonders beweisend erscheint, weil es

von ganz anderen Voraussetzungen aus gefunden wurde. Vor einigen Jahren beschrieb MERTON (1907) sehr merkwürdige Verhältnisse bei den Ganglienzellen der Schnecke *Tethys*. Es findet sich dort, wie bei so vielen Mollusken, um die Ganglienzellen ein Körbchen von Gliazellen, deren Fortsätze in das Protoplasma der Zelle hineindringen, wie so oft geschildert wurde. Außerdem aber findet sich im Plasma ein feines mit Neurofibrillenmethoden darstellbares Netz, welches im wesentlichen mit dem übereinstimmt, was BOCHENEK (1901) und LEGENDRE (1909) als Neurofibrillennetz beschreiben. MERTON stimmt dieser Deutung nicht zu und läßt die Frage nach der Bedeutung des Netzes offen, weil es ihm mit Sicherheit nachzuweisen gelang, daß die in die Zelle eindringenden Fortsätze der Ganglienzellen kontinuierlich in jenes Netz übergehen. Das was so MERTON hinderte, sein Netz als Neurofibrillengitter anzuerkennen, ist jetzt durch meine Ascarisbefunde beseitigt. Der Befund ist völlig klar; das was MERTON sah, ist eben genau das gleiche, wie es hier für Ascaris erwiesen, die Kontinuität des inneren neurofibrillären Stützgerüstes mit dem äußeren gliösen Stützapparat! Nebenstehende Textfig. 9 gibt MERTONs Befund wieder.

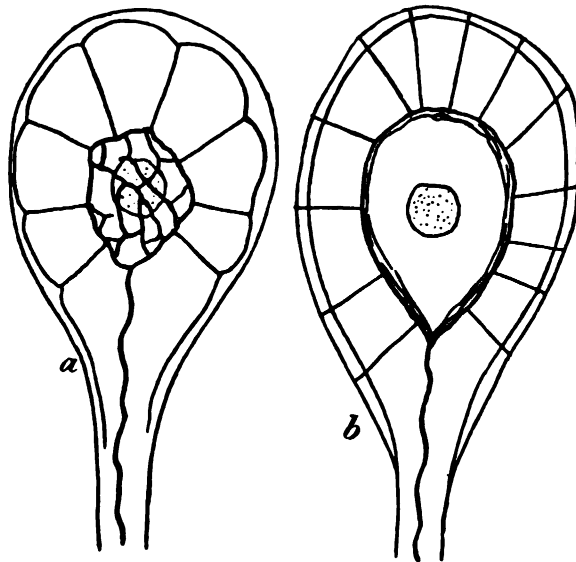


Fig. 8. Schema der Fibrillierung der Hirudineen- (a) und rhabdoten Ascarisganglienzelle (b).

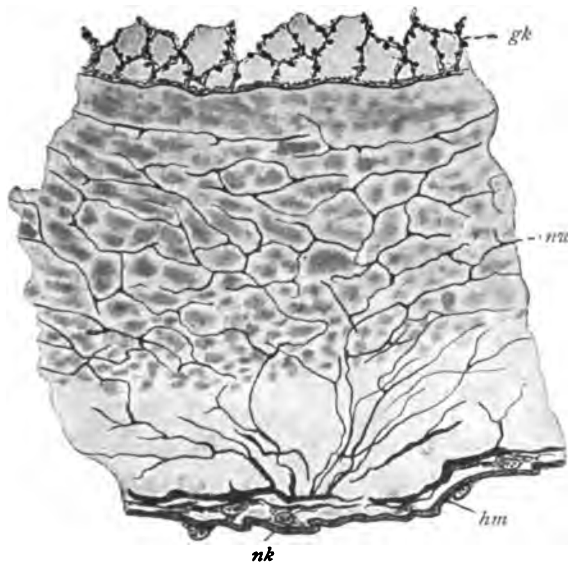


Fig. 9. Verbindung der in das Plasma der Tethysganglienzellen eindringenden Gliafibrillen mit dem intracellulären Fibrillennetz. (Nach MERTON.)

Mit aller Vorsicht möchte ich hier auch eine vielumstrittene Angabe BETHES (1903) anführen. BETHE hält bekanntlich das sogenannte Golginetz, das die Wirbeltierganglienzellen umhüllt, für nervös. Es ist ihm darin aber kaum jemand gefolgt, vielmehr ist die allgemeine Ansicht, daß es eine gliöse Bildung darstellt. Ich möchte mich dieser Auffassung auch anschließen und habe schon früher (1904) versucht, zu zeigen, daß dies Golginetz der Gliahülle homolog ist, die bei den Wirbellosen die einzelnen Ganglienzellen umhüllt. Nun gibt BETHE an und bildet es auch ab, daß Neurofibrillen der Ganglienzelle senkrecht zur Oberfläche umbiegen und in das Golginetz übergehen. Der Befund ist allerdings noch nie bestätigt worden, er scheint mir aber durchaus möglich zu sein: er wäre eben ein weiterer Beleg für eine Kontinuität zwischen dem gliösen und neurofibrillären Stützapparat.

2. Ein zweiter, noch viel schlagenderer Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung ergibt sich aus den oben mitgeteilten Befunden über die Muskelinnervation. Es hatte sich gezeigt, daß die riesigen Muskelzellen ein schönes und kompliziertes Zellskelett besitzen, das APÁTHY wegen der Aehnlichkeit seiner Komponenten mit Neurofibrillen für einen neurofibrillären Apparat gehalten hatte. Daß dies ausgeschlossen ist, wurde in meiner Arbeit über den Gegenstand durch so viele Beweisgründe gezeigt, daß ich auf jene Ausführungen verweisen kann. Nun hatte APÁTHY angegeben, daß jene Fibrillen der Muskelzelle an den Innervierungspunkten mit den Neurofibrillen in Kontinuität sind und ich selbst bin in der Lage, diesen Befund vollauf zu bestätigen. Da aber die Fibrillen der Muskelzelle mit Sicherheit nicht nervös sind, so hat APÁTHY selbst als erster und ich nach ihm bewiesen, daß die Neurofibrillen eines motorischen Nerven in Kontinuität sind mit genau ebenso aussehenden Skelettfibrillen. Damit hat, wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1910) bemerkte, APÁTHY selbst den ersten Spatenstich zum Grab der Neurofibrillenlehre getan. Denn aus dieser Tatkann man nur einen Schluß ziehen: die Neurofibrillen sind auch Skelettfibrillen.

Nun sollte man auch hier erwarten, daß ein derartiges Verhalten auch anderwärts beobachtet wird. Es gibt zwar keine anderen Objekte, die in der Muskelinnervierung so günstige Verhältnisse bieten. Für Wirbeltiermuskeln ist ein analoges Verhalten ebenfalls wegen der Art der Verschmelzung der Nervenfaser mit der Muskelzelle unnötig und daher unwahrscheinlich. Wohl aber müßte man bei der Muskelinnervierung der Wirbellosen, wenigstens soweit es sich um nicht quergestreifte und plasmareiche Zellen handelt, ähnliches finden. Wenn darüber noch keine Notizen vorliegen, so liegt es daran, daß das schwer darzustellende Zellskelett der Muskelzellen noch zu wenig untersucht ist. Eine

wichtige analoge Beobachtung scheint mir aber vorzuliegen, und zwar stammt sie von APÁTHY selbst. Dieser hat bekanntlich die Vorgänge der Innervierung der Hirudineenmuskelfaser so geschildert, daß an der Innervierungsstelle die Neurofibrille der Nervenfaser in die Muskelzelle eintritt und sich hier in der nebenstehend reproduzierten (Textfig. 10), charakteristischen Form verästelt. Man hat diese Angaben APÁTHYs oft angezweifelt. Meines Erachtens mit Unrecht, denn es liegt gar kein Grund vor, die Richtigkeit einer so genauen Abbildung bei der bekannten Exaktheit APÁTHYs anzuzweifeln. Wenn von anderer Seite solche Präparate nicht erhalten wurden, so beweist das natürlich nichts. Wie ist es aber mit der Interpretation? Da scheint es mir denn keinem Zweifel zu unterliegen, daß APÁTHY bei Hirudineen genau das gleiche entdeckt hat wie bei Ascaris, nämlich das Skelett der Hirudineenmuskelzelle und seine Kontinuität mit den Neurofibrillen der Nervenfaser. Es fällt ja auch gleich auf, daß die Fibrillen in der Muskelzelle sichtlich nach einem mechanischen Prinzip angeordnet sind und der Austritt aus der Muskelzelle heraus, den APÁTHY schildert, ist ja auch für die Skelettfibrillen der Ascarismuskelzelle bewiesen und dürfte hier bei Hirudo die gleiche Bedeutung haben. So scheint es mir denn, daß APÁTHY selbst da wertvolles Material zur Widerlegung seiner Lehren beibrachte und ich zweifle auch nicht, daß erneute Untersuchung zu neuen bestätigenden Resultaten führen wird.

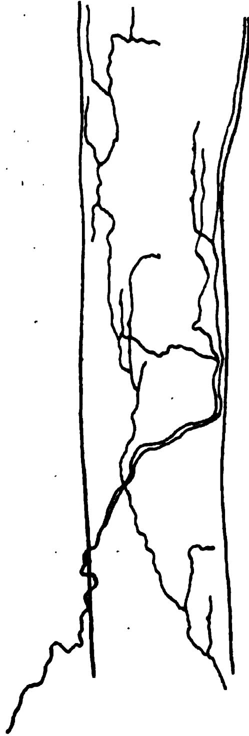


Fig. 10. Verhalten der Neurofibrillen in der Hirudineenmuskelzelle. (Nach APÁTHY).

3. Ein weiterer und für den, der gewohnt ist, den Tatsachen der Cytologie die gebührende Bedeutung beizulegen, bindender Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung ist aus dem oben geschilderten Verhalten der Fibrillen der kleinen Zellen zum Kern zu entnehmen. Das Wesentliche war, daß die Fibrille in einer den Kern umgebenden Kapsel endigt, eine Tatsache, die ohnehin schon der Neurofibrillenlehre unüberwindliche Schwierigkeiten bereiten würde. Von unserem Standpunkte aus würde das besagen, daß die axiale Skelettfibrille der Nervenfaser, da wo die Faser in die Zelle eintritt, am Kern resp. seiner Umgebung verankert wird. Die Zelle selbst wäre eigentlich fibrillenfrei, was auch nicht recht zur Fibrillenlehre paßt. Nun ist aber eine solche Verankerung von Stützfibrillen weicher Plasmafäden am Kern etwas, was auch für Bildungen feststeht, denen die Funktion als Skelettfibrille nicht abgesprochen werden kann. Ich weise da

auf die zahlreichen Beobachtungen hin über die Insertion der Achsenfäden der Geißeln von Protozoen, Pflanzenschwärmern, Geißelepithelzellen am Kern, worüber die nähere Literatur nebst vielen neuen Tatsachen in meiner Mastigamöbenarbeit (1906) zu finden ist. Und unter diesen Fällen gibt es auch solche, bei denen der Achsenfaden = Skelettfibrille nicht am Kern ansetzt, sondern in eine den Kern umgebende Kapsel übergeht, wie es zuerst PLENGE (1899), nach dem nebenstehende Abbildung reproduziert ist, nachwies und wie es z. B. auch für die Kragengeißelzellen von Spongien sich zeigen läßt. Für jeden, der es für selbstverständlich hält, daß den Bau der Zellen große Gesetzmäßigkeiten beherrschen, muß es klar sein, daß in beiden Fällen eben der Ausdruck des gleichen zellmechanischen Gesetzes vorliegt, das sich in identischer Weise äußert, da es sich um gleiche physikalische Bedingungen handelt, nämlich eine birnförmige Zelle mit einem fadenförmigen Plasmafortsatz.



Fig. 11. Geißelschwärmer eines Myxomyceten. Der Achsenfaden der Geißel (links gesondert dargestellt), inseriert an einer den Kern umgebenden Kapsel. (Nach PLENGE.)

4. Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit unserer Anschauungen läßt sich ebenfalls aus dem geschilderten Verhalten der kleinen Zellen ableiten. Theoretisch betrachtet, brauchen kugelförmige Zellen kein Skelett; sie werden ein solches nur aufweisen, wenn sie vor Druck und Deformation zu schützen sind. So bedürfen denn die bei den Kontraktionen des Tieres ständig gepreßten birnförmigen Zellen der Hirudineen eines Skeletts, die entsprechenden, in geschützter Lage und von festem Gewebe umgebenen Zellen von Ascaris aber nicht und so findet man hier das so einfache Verhalten der Fibrillen in den kleinen Zellen. Das wird sofort anders, wenn die Zelle von der Kugelgestalt (resp. Birngestalt, die ja der Kern ermöglicht) abweicht. Da werden sofort die entsprechenden Skeletteinrichtungen erfordert. Und das läßt sich auf das schönste an den oben geschilderten unipolaren Zellen demonstrieren, die, wie unsere Figuren 56, 77, 82—84 zeigen, lang beutelförmig gestaltet sind. Der Beutel kann aber nach dem KOLTZOFFschen Prinzip nicht ohne Skelett bestehen bleiben, und so sehen wir denn in der Tat, daß bei diesen und nur diesen Zellen von der Zentralkapsel der oben beschriebene axiale Fortsatz sich in den Beutel hinein erstreckt. [Daß es sich um festere Gebilde handelt, geht übrigens auch aus der typischen Art hervor, wie sich bei leichten Schrumpfungen die Vakuolen um den Fortsatz anordnen (s. Fig. 56)]. Wie beschrieben, trifft dies Verhalten für ganz verschiedene Zelltypen von gleicher Form, nämlich für bipolare Sinneszellen und für unipolare Zentralzellen zu; sehr

begreiflich, wenn wir annehmen, daß es eben nur der Ausdruck einer mechanischen Notwendigkeit ist. Ich kann in diesem Zusammenhang auch auf die so charakteristisch gestaltete pfeifenförmige Zelle 5 hinweisen, deren Bedingtheit aus dem Neurofibrillenapparat ohne weiteres aus Fig. 97 hervorgeht.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, daß für die Erklärung der Neurofibrillierung aus dem KOLTZOFFschen Prinzip sowohl alle notwendigen Voraussetzungen gegeben sind als auch sich positive Beweisgründe zu ihren Gunsten vorbringen lassen. Es erübrigt nunmehr noch, ein paar Einwände zu besprechen, die sich gegen unsere Ausführungen machen ließen. Zunächst könnte man ganz allgemein im Anschluß an die Lehren MAX SCHULZEs sagen: Es hat sich als Gesetzmäßigkeit erwiesen, daß alle spezifischen Leistungen der Zelle nicht von undifferenziertem Plasma, sondern von spezifischen Plasmaprodukten ausgeführt werden. Warum sollte da die Ganglienzelle sich anders verhalten und gerade die komplizierteste aller Funktionen die einfachste Grundlage haben? Darauf wäre zu antworten, daß gerade die Reizbarkeit und die Reizleitung zu den elementaren Fähigkeiten des undifferenzierten Protoplasmas gehören, die bereits der einfachsten Protozoenzelle zukommen, während die so gern als Analogon herangezogene Kontraktilität bereits dort stets an kontraktile Fibrillen gebunden ist, soweit es echte Kontraktilität ist (Radiolarien, Gregarinen, Ciliaten). Sodann denke ich aber auch gar nicht daran, das Protoplasma der Nervenfasern als schlechtweg undifferenziertes Plasma zu betrachten. Darin stimme ich APÁTHY völlig zu, der darauf hinwies, daß die Nervenfaser eine ganz andere Struktur und Beschaffenheit hat als das Plasma der Ganglienzelle. Die Substanz der Nervenfaser stellt eben ein differenziertes Plasma dar, differenziert zum Zweck der Nervenleitung. Es wäre interessant, gerade diesen Punkt einmal vergleichend-histologisch wie physiologisch vorzunehmen. Denn es scheint mir, daß gerade hier die Differenzierung vom primitiven zum höheren Zustand zu verfolgen ist. Bei niederen Formen mit ihren großen Differenzen in Bau und Umfang der Nervenfasern und deren Plasmareichtum (s. z. B. gerade Ascaris, weniger die Hirudineen), sowie der noch reichlichen Einschaltung von Nervenzellen in periphere Nerven (Ascaris, Hirudo, Mollusken) dürften den Nervenfasern außer der Leitung auch noch andere Funktionen zukommen, z. B. trophische. Die Höherdifferenzierung schreitet aber in der Richtung fort, daß allmählich alles außer der Leitung in die Zentralorgane verlegt wird, so daß die geringste Menge von Nervenfasersubstanz, ihre Kontinuität vorausgesetzt, zur Stromleitung genügt und sich eine völlige Einförmigkeit im Bau dieser Nur-Leiter entwickelt, wie es bei den Wirbeltieren der Fall ist. Dem SCHULZEschen Prinzip ist also auch ohne nervöse Neurofibrillen Genüge getan.

Ein weiterer Einwand wäre der, daß mit steigender Komplikation des Nervensystems auch die Anordnung der Fibrillen komplizierter wird, und daß Nerven-

zellen höherer Funktion auch reichere Neurofibrillierung haben; auch LENHOSSÉK läßt diese Annahme gelten. Und doch läßt sich eine solche Behauptung aus den vorliegenden Tatsachen nicht erweisen. Denn was die Komplikation der Anordnung betrifft so scheint mir das Doppelgitter der Hirudozelle mit seinen radiären Verbindungen wesentlich komplizierter und feiner konstruiert als z. B. das gleichmäßige Netzwerk, das, wenn die Beschreibungen der Autoren richtig sind, das Plasma der Mollusken- und vieler Wirbeltierganglienzellen durchzieht. Und was die reichere Fibrillierung betrifft, so kann das ebenfalls nicht zugestanden werden. Eine reichere Fibrillierung als die sympathischen Hirudineenzellen nach APÁTHY weist auch eine Großhirnpyramidenzelle nicht auf, und wenn die Ganglienzellen des Regenwurmes und der Mollusken von einem dichten Fibrillengitter erfüllt sind, so bedeutet das mindestens eine ebenso reiche Fibrillierung wie die irgendeiner Wirbeltierganglienzelle, selbst wenn alles, was dort die CAJAL-Methode zeigt (s. o.), wirklich Fibrillen sind.

Viel verständlicher wäre es, wenn folgender Einwand gemacht würde: Wenn die Erklärung mittels des KOLTZOFFschen Prinzips richtig ist, dann ist nicht einzusehen, warum nicht alle Zellen und Fasern gleicher Form die gleiche Fibrillierung haben. Dem ist zunächst zu erwidern, daß in der Tat die Fibrillierung im Verhältnis zur Mannigfaltigkeit der Funktionen der Nervenzellen eine auffallend gleichmäßige ist. Sodann aber folgt jener Einwurf durchaus nicht aus dem KOLTZOFFschen Prinzip. Nach den Ableitungen PLATEAUs ist für die Konstruktion des formbestimmenden Skeletts natürlich maßgebend die Adhäsion, also die Substanz des Skeletts, die Substanz der Flüssigkeit und damit das Maß der Benetzbarkeit des ersteren. Die geringste Differenz also in dem physikalischen Verhalten des Plasmas erfordert entsprechende Differenzen im Skelett. Ein Flüssigkeitsfaden kann hergestellt werden durch Flüssigkeit, die einer festen Achse adhäriert, wie es bei der Nervenfaser, den fadenförmigen Pseudopodien etc. der Fall ist. (Für die Nervenfaser kann man es übrigens sehr schön an den sogen. Varikositäten demonstrieren, die bei Methylenblaufärbung auftreten. Wie BETHE schon lange erkannte, beruhen sie darauf, daß das absterbende und somit physikalisch veränderte Plasma nicht mehr der festen Fibrille adhäriert, wie normalerweise, sondern seine Gleichgewichtsform annimmt, zu Tropfen zusammenfließt.) Er kann aber auch zustande kommen, wenn die Flüssigkeit eine Drahtspirale benetzt. Es scheint mir höchst bedeutungsvoll, daß auch letztere Möglichkeit für nervöse Zellen bewiesen ist, die Retinazellen. Die Textfig. 12 (p. 338) zeigt nebeneinander einen Spermatozoenhals mit seiner spiraligen Skelettfibrille und eine Retinazelle mit ebensolcher Neurofibrille, eine schöne Illustration dafür, wie eben jedenfalls identische physikalische Bedürfnisse identische Skelettformationen zur Folge haben. (Die Unmöglichkeit, die Spiralfibrille der Sehzelle

als Reizperzeptionsorgan auffassen zu können, ist übrigens auch schon mit Recht gegen die Fibrillenlehre geltend gemacht worden.) Aber auch noch viele andere Faktoren kommen für die Anordnung und den Reichtum der Fibrillen in Betracht außer der Beschaffenheit von Plasma und Fibrillensubstanz und der Komplikation der Form. So das Maß, in dem die Zelle Pressungen und Verschiebungen ausgesetzt ist, die größere oder geringere Festigkeit ihrer Umgebung, das Vorhandensein oder Fehlen von festen Gliakapseln, die physikalisch wie eine Zellmembran wirken können, das Vorhandensein anderweitiger Skeletteinrichtungen, wie z. B. die radiären Gliafäden von *Ascaris*, die den Neurofibrillenapparat ergänzen oder kompensieren. Auch an Veränderungen der physikalischen Beschaffenheit des Plasmas während der Funktion ist zu denken, so daß gleichzeitig mehrere Konstruktionen bereit sein müssen. Kurzum, die Anwendung des KOLTZOFFschen Prinzips verlangt keinerlei Einheit der Fibrillierung, sondern läßt ihr ziemlichen Spielraum, wie ja auch die Mannigfaltigkeit des Spermienskeletts zeigt.

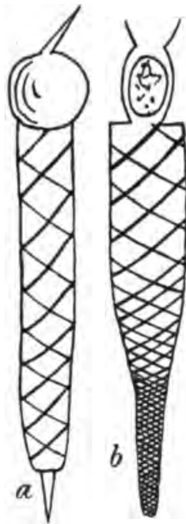


Fig. 12. Spiralfibrillen eines Spermatozoon (a nach KOLTZOFF) und eines Retinazapfens (b nach HESSE).

Ferner könnte noch als Einwand gegen unsere Auffassung geltend gemacht werden, daß man funktionelle Veränderungen an den Neurofibrillen festgestellt hat. Wie steht es nun damit? Zunächst ist es eine immer wieder von den Neuropathologen hervorgehobene Tatsache, daß bei Erkrankungen der Nervenzellen alles andere eher sich verändert als die Neurofibrillen. Um nur ein Beispiel aufzuführen, so sei an SCHAFFERS (1905) Untersuchungen über amaurotische Idiotie erinnert, der feststellte, daß der ganze Krankheitsverlauf sich am Zellplasma abspielt, während die Fibrillen noch intakt waren, als schon die ganze Zelle zerstört war. SCHAFFER stellt sich denn auch auf die Seite derer, die den Fibrillen nervöse Funktionen absprechen. Wenn trotzdem in gewissen physiologischen Zuständen wie beim Winterschlaf Fibrillenveränderungen zum Vorschein kommen [1], so beweist dies gar nichts für deren nervöse Funktion. Denn welches ihre Funktion auch sei, sind die Fibrillen Bestandteile der lebenden Zelle, die von bedeutenden Veränderungen der gesamten Zelle mitbetroffen werden können. Es bereitet gar keine Schwierigkeit anzunehmen, daß z. B. Fibrillen in bestimmten Zellzuständen eingeschmolzen werden (es wäre das ein Uebergang vom Gel- zum

1) Ich möchte mich allerdings solchen Angaben gegenüber sehr skeptisch verhalten, soweit sie sich ausschließlich auf die CAJALsche oder ähnliche Methoden stützen, die nach meiner Ueberzeugung auch nichtfibrilläre Zellbestandteile imprägnieren und somit plasmatische Veränderungen leicht auf das Konto von fibrillären bringen können.

Solzustand) und in anderen sich wieder bilden. Es wäre das aber keine Korrelation zur nervösen Tätigkeit, sondern zu physikalisch-chemischen Plasmazuständen. Uebrigens wären auch Zellerkrankungen, d. h. Störungen des Zellstoffwechsels, denkbar, die eine Zerstörung der Neurofibrillen (z. B. durch Produktion entsprechender Lösungsmittel) primär bewirken. Die Zelle ist dann natürlich verloren, da sie ohne Skelett nicht existieren kann. Es würde also auch ein solcher Ablauf des Prozesses nichts gegen unsere Annahme beweisen.

Schließlich bleibt noch ein Einwand übrig, den LENHOSSÉK gegen den Ausschluß der Fibrillen von der Nervenleitung machte, nämlich daß sie schon quantitativ einen zu ansehnlichen Bestandteil des Neurons ausmachten, um nach Abzug des Tigroids etc. noch genug undifferenziertes Plasma übrig zu lassen. Diesen Einwurf kann ich nicht gelten lassen, auch wenn ich mich auf den Boden der Zuverlässigkeit der CAJAL-Bilder stelle[1]). Man braucht doch nur eine solche Zelle ohne Fibrillenfärbung anzusehen, um sogleich zu finden, daß sie doch recht reichlich Plasma besitzt. Am besten wird vielleicht die Unrichtigkeit des Einwandes aus einem Vergleich klar. Man vergleiche die Ganglienzelle mit Fibrillenbild mit einem Stück Leber mit Imprägnation der Gallenkapillaren. Da haben wir auch, wenn wir die beiden Dinge auf gleiche Größe bringen, ein feines Netz, das den Wänden der Leberzellen ebenso eingeordnet ist, wie das Fibrillennetz den Plasmawaben. Und bleibt da nicht reichlich Platz für die Drüsenzellen übrig, ist nicht die Masse dieser Zellen die Hauptmasse des ganzen Organs?

So glaube ich denn im vorstehenden gezeigt zu haben, daß nicht nur kein Beweis für die leitende Natur der Neurofibrillen vorliegt, sondern vielmehr eine überwältigende Zahl von Gründen dagegen spricht, daß aber die von mir gegebene Erklärung, die die Neurofibrillenlehre auf das breite Fundament der Zellmechanik stellt, mit allen Tatsachen in Einklang steht; sie ist ein logisches Postulat aus allgemeinen Zellgesetzen, deren Voraussetzungen vollzählig gegeben sind und deren Anwendbarkeit sich direkt beweisen läßt. Und so glauben wir den Beweis für unsere Behauptung erbracht zu haben, daß die Neurofibrillen ein nach dem KOLTZOFFschen Prinzip angeordnetes Zellskelett darstellen, dessen Vorhandensein und Anordnung einfach eine physikalische Notwendigkeit ist, das mit der eigentlichen Nervenfunktion nicht das geringste zu tun hat, und nur insofern Beziehungen dazu besitzt, als ohne es die Zelle zerfließen und

1) In Wirklichkeit bin ich überzeugt, daß für die Wirbeltiere die BETHEschen Fibrillenbilder das richtige Verhalten wiedergeben. Ich muß ganz dem zustimmen, was mir einmal ein bekannter Neuropathologe sagte, daß, wenn eine Methode glatte Fibrillen ohne Querverbindungen zeigt, die andere aber Netze, doch selbstverständlich die letztere Methode die weniger beweisende ist.

zugrunde gehen müßte. Die Neurofibrillen sind nicht eine spezifische, funktionelle Struktur der Nervenzelle, sondern der Ausdruck einer ebenso für die Gesamtheit aller tierischen Zellen geltenden Gesetzlichkeit.

7. Anhang.

Zur Kritik der DOGIEL-DEINEKAschen Untersuchungen über das Ascaris-Nervensystem.

Im Jahre 1908 veröffentlichte D. DEINEKA eine Arbeit über das Nervensystem von Ascaris, deren Inhalt sich hauptsächlich auf den Bau der Hautsinnesorgane bezog. Dem Verfasser war es als erstem gelungen, die intravitale Methylenblaumethode auch bei Nematoden zur Anwendung zu bringen und er glaubte dadurch zu völlig von dem Bekannten abweichenden Resultaten gekommen zu sein, insbesondere einen Bau der Sinnesorgane gefunden zu haben, wie er einer von seinem Lehrer DOGIEL für die Wirbeltiere aufgestellten Hypothese entsprach. Ueber alle früheren Untersuchungen zu dem Gegenstand sprach sich der Verfasser höchst abfällig aus. In einem Nachtrag zu meinem damals im Druck befindlichen I. Teil vorliegender Arbeit gab ich eine sehr scharfe — sachlich zwar berechtigte, aber in der Ausdrucksweise wohl zu aggressive — Kritik dieser Untersuchungen ab. Darauf antwortete DOGIEL (1908), der schon früher eine Besprechung der DEINEKAschen Untersuchung publiziert hatte, identifizierte sich mit dessen Resultaten und glaubte sie dadurch befestigen zu können, daß er mich mit persönlichen Schmähungen überhäufte. Ich hatte ursprünglich nicht die Absicht, nochmals darauf zurückzukommen. Aber in der Zwischenzeit ist die DEINEKAsche Arbeit mehrfach in der Literatur zitiert worden und da den meisten Neurologen ja wohl die Gelegenheit fehlt, sich ein eigenes Urteil über den Gegenstand zu bilden, so sehe ich mich genötigt, nunmehr doch die Irrtümer DOGIEL-DEINEKAs einzeln aufzudecken, um zu verhindern, daß sie sich dauernd durch die Literatur schleppen. Ich will mich dabei bemühen, alles Persönliche zu vermeiden, da es mir nicht darauf ankommt, die russischen Forscher zu verunglimpfen, sondern rein im Interesse der Sache die Irrtümer zu berichtigen, in die sie verfallen sind: 1) durch das Vertrauen auf die Unfehlbarkeit der Methylenblaumethode, 2) durch die Ueberzeugung, daß bei einer Ascaris alles ebenso sein müsse wie bei den Wirbeltieren, 3) durch das Versäumnis, sich zuerst mit Hilfe gewöhnlicher Methoden in der bekanntlich selbst von anderen Wirbellosen so abweichenden Histologie der Nematoden zu orientieren.

Den Hauptteil der DEINEKAschen Untersuchung bilden die Mitteilungen über den Bau der Sinnesorgane des männlichen Hinterendes. Ich hatte für sie 1903 folgende Darstellung gegeben: „Die Nervenfasern verlaufen von dem Bursalnerv eingelagerten Ganglienzellen aus im Bogen durch die Subcuticula nach der Papille ihrer Seite. In der Subcuticula bilden die Fasern eine Art von Plexus, wie HESSE näher beschrieben hat. Die Zahl der die einzelnen Papillen versorgenden Nerven ist verschieden. Viele Organe werden nur von einem Nerven, andere von zweien oder dreien versorgt. Mehr als drei kommen nicht zur Beobachtung. Eine Regelmäßigkeit scheint darin nicht vorhanden zu sein, konnte jedenfalls nicht festgestellt werden. . . . . Auch[1]) zu jeder Analpapille gehört eine Stützzelle, eine Geleitzelle fehlt jedoch. Die Stützzelle ist es hier ebenfalls, welche das scheinbar kolbig angeschwollene Ende des Nerven darstellt und welche allein die Papille bildet. Ihre Gestalt und Lage ist etwas verschieden, je nachdem die Papille vor oder hinter dem After liegt. Hinter dem After hat sie in ihrer ganzen Ausdehnung etwa der gleichen Durchmesser, den sie in der Papille hat. Sie verläuft ohne Biegung von der Papille direkt in die Tiefe. Der Kern liegt nicht weit von der Papille entfernt, so daß es, falls Nervenfaser und Stützzelle nicht unterschieden werden, leicht den Anschein haben kann, als ob eine Ganglienzelle die Papille bilde. Vor dem After sind die Stützzellen durch die Muskulatur gezwungen, in der Subcuticula zu verlaufen. Sie verschmälern sich demgemäß gleich unter der Papille beträchtlich und verlaufen dann mit dem Nerven lateral in der Subcuticula weiter, wo sie sich allmählich verlieren. Der Kern liegt im schmalen Teil der Zelle. Wenn durch Färbung oder durch zu große Schnittdicke Nerv und Stützzelle nicht voneinander geschieden werden können, hat es natürlich den Anschein, als ob der Nerv in der Papille kolbig anschwillt. . . . Die Stützzelle zeigt in ihrem schmäleren ventralen Teil eine längsfaserige Struktur. Innerhalb der Papille, die sie größtenteils, bisweilen auch ganz, bildet, differenziert sie sich meist in mehrere Schichten. Die fasrige Struktur setzt sich nur auf die äußerste Begrenzungsschicht fort, während die Hauptmasse der Zelle einen locker schaumigen Bau annimmt. Nur die das Ende des Nerven umhüllende Zone färbt sich dunkler und erscheint feinfasrig. . . . . Der Kern der Stützzelle ist in keiner der Abbildungen mit dargestellt, da er weiter zentral liegt. Dem peripheren Ende der Stützzelle ist ein sich stets dunkel färbendes Röhrchen eingelagert, das die Cuticula durchsetzt und nach außen mündet. Seinem färberischen Verhalten wie seiner Resistenz nach scheint es cuticularisiert zu sein. Mit dem Nerven, der ja

1) Im Original nicht gesperrt, ebenso die folgenden Stellen.

durch dasselbe hindurchtritt, hat es gar nichts zu tun, sondern stellt lediglich einen Teil oder ein Produkt der Stützzelle dar. An seinem Ende an der Außenwelt erweitert es sich etwas trichterförmig, während es in der Papille frei in der Stützzelle endet. Von hier aus ziehen bisweilen in seiner Fortsetzung stärker gefärbte Fasern dem Nerven entlang. . . . . Die Subcuticula nimmt an der Bildung der Papillen nur geringen, in Postanalpapillen sogar gar keinen Anteil, In Fig. 30 ist die Subcuticula nicht ausgeführt worden, man sieht, daß sie nur den kleinen, von der Stützzelle freigelassenen Raum erfüllt. Innerhalb der Papille zeigt sie meist besonders starke, sich färbende Fibrillen, wie sie auch sonst die Subcuticula durchziehen, die sich an der Cuticula anheften. . . . Der Sinnesapparat der Papille wird, wie schon erwähnt, von 1—3 Nervenfasern gebildet. Er zeichnet sich durch große Einfachheit aus . . . Der in der Stützzelle zur Papille gelangte Nerv verjüngt sich allmählich bis zu einer feinen Spitze. Am Beginn der Verjüngung färbt sich wieder eine Zone sehr stark, der chromatische Abschnitt, der sich ohne weiteres mit dem der Lippenorgane homologisieren läßt. Von hier ab ist die zentrale Neurofibrille nicht mehr zu verfolgen, indem die ganze Spitze sich dunkler färbt. Das spitze Ende der Faser tritt dann durch das Röhrchen hindurch an die Außenwelt und ragt öfters ein wenig aus jenem hervor. An Präparaten, in denen das Röhrchen sich nicht so intensiv gefärbt hat, kann man das Ende des Nerven leicht gewunden hindurch verlaufen sehen. Sind mehrere Nervenzellen vorhanden, so verlaufen sie getrennt in der Stützzelle bis zum Röhrchen. Die chromatischen Abschnitte liegen dicht nebeneinander. Die Vereinigung zu einem gemeinsamen Endspitzchen geschieht erst innerhalb des Röhrchens."

Die Darstellung, die Deineka von den gleichen Organen ausschließlich auf Grund von Methylenblauflächenpräparaten gibt, scheint auf den ersten Blick so von der meinigen abzuweichen, daß man zunächst staunen möchte, welche ungeahnten Dinge hier die Methylenblaufärbung zum Vorschein bringt. Bei näherer Beleuchtung klärt sich das allerdings sehr einfach auf. Deinekas Befunde sind folgende: „Die charakteristischste und gleichzeitig interessanteste Eigentümlichkeit dieser Endapparate besteht darin, daß[1]) sich an der Bildung derselben zwei verschiedene Nervenfasern beteiligen; diese beiden Fasern sind nicht Verzweigungen des Fortsatzes einer sensibeln Nervenzelle, sondern gehen von zwei Zellen von verschiedenem Typus aus. Die an die sensibeln Endapparate herantretenden zwei Nervenfasern unterscheiden sich somit tatsächlich voneinander nicht nur ihrem Aussehen, sondern auch ihrer Herkunft nach. . . . . Die Tatsache, daß zwei verschiedene Nervenfasern an einen

1) Von mir gesperrt, ebenso alles folgende.

Endapparat herantreten und beide sich an seiner Bildung beteiligen, gilt für sämtliche Sinnespapillen des ganzen Körpers von Ascaris. . . . . . Beide in den Bestand eines Endapparates eingehende Fasern unterscheiden sich nicht nur durch ihre Herkunft, sondern auch durch ihre Form, wobei sie recht beständige Unterscheidungsmerkmale aufweisen, infolgedessen es nicht erforderlich ist, bei der Untersuchung der Fasern dieselben bis zu den Zellen zu verfolgen, um festzustellen, welche Faser der betreffenden Zelle angehört. . . . Fasern erster Art. Dieselben haben die Gestalt eines beträchtlich breiten Bandes und zeichnen sich durch ihre zahlreichen Seitenästchen aus, welche in der ganzen Ausdehnung der Faser . . . . von ihr abgehen . . . . Sowohl in der Faser selber als auch in den Seitenästchen sind die parallel der Längsachse verlaufenden Neurofibrillen deutlich sichtbar, wobei sie bis in die Seitenverzweigungen verfolgt werden können. . . . . . Fasern zweiter Art. Meistenteils sind dieselben dicker als die ersteren, doch auch bandförmig. Sie geben jedoch keine Seitenverzweigungen ab. Die Neurofibrillen sind in ihnen deutlich ausgebildet, wobei sie sich an der Oberfläche der Faser winden und untereinander verflechten, infolgedessen die Oberfläche uneben erscheint, so daß die Faser ein charakteristisches, gleichsam zerzaustes Aussehen erhält. An dem Endapparat bilden die Fasern zweiter Art häufig dicke, birnförmige Vorwölbungen, in denen die Neurofibrillen sich zu einem dichten Netz verflechten. . . . . Außer diesen birnförmigen Vorwölbungen bilden die Fasern zweiter Art im Gebiet der Papille ein dichtes feinstes Nervennetz . . . .

. . . . Der Endapparat selber stellt eine Kombination der Endverzweigungen beider Fasern dar. Die Faser erster Art gibt in der Nähe des Endapparates Seitenästchen ab, welche aus dem Bereich der Papille nicht mehr heraustreten, sondern sich in derselben verzweigen. Die Faser selber verbreitert sich, nimmt eine birnförmige Gestalt an, wobei sie zahlreiche feinste Verzweigungen abgibt, welche um sie herum ein feines Netz bilden. Darauf verschmälert sich die Faser jäh und zieht sich in einen feinen Stift aus, mit welchem sie auch endigt. . . . Der Stift nimmt die höchste Lage in der Papille ein und stößt an die dünne, über ihm gelegene Cuticulaschicht. . . . . Die Fasern zweiter Art bilden an dem Endapparat ein dermaßen dichtes Netz, daß bei intensiver Färbung der ganze Apparat ein großes, birnförmiges Gebilde darstellt. . . . . Bei günstiger Färbung tritt das feinste von der Faser zweiter Art gebildete Netz deutlich und scharf hervor; es umhüllt den gesamten Apparat, dringt in die feinsten Zwischenräume zwischen den einzelnen Teilen derselben, welche der Faser der ersten Art angehören, ein, verflicht sich dermaßen mit dem dünnen Netz der Faser erster Art,

daß es unmöglich ist, die Endverzweigungen beider Netze voneinander zu unterscheiden. . . . . Nach Bildung des dichten, feinen Netzes steigt die Faser zweiter Art weiter aufwärts zum Stift. . . . An der Zusammensetzung des Endabschnittes des Sinnesapparates — des Stiftes mit der breiten Basis — nehmen somit beide an den Endapparat herantretende Fasern teil. . . .

Die Fasern erster und zweiter Art, welche in den Bestand des Endapparates eingehen, weisen verschiedene morphologische Merkmale auf, desgleichen unterscheiden sich auch die ihnen entsprechenden Zellen durch eine Reihe morphologischer Merkmale. In Anbetracht dessen ist es richtig, auch die Zellen in sensible Zellen erster Art, entsprechend den Fasern erster Art, und in sensible Zellen zweiter Art einzuteilen." Es folgt ausführliche Beschreibung der Zellen erster Art, die typische Ganglienzellen des Bursalnerven darstellen, deren peripherer Fortsatz jene Faser erster Art bildet. Der zentrale Fortsatz steht in Kontinuität mit Fortsätzen anderer Zellen. Die Zellen zweiter Art sind aber ganz anders gebaut. „Im Unterschied von den letzteren (den Zellen erster Art) besitzen dieselben nur einen Nervenfortsatz, welcher mit einer sensibeln Papille verbunden ist. . . . Das charakteristischste Merkmal des peripherischen Fortsatzes der sensibeln Zelle zweiter Art ist das Vorhandensein zahlreicher, deutlich ausgeprägter, beträchtlich dicker Neurofibrillen, welche nicht nur als breite Bündel den Fortsatz seiner Länge nach durchziehen, sondern auch seitwärts aus dem Bestand desselben austreten, wobei sie sich untereinander durchflechten und auf der Oberfläche des Fortsatzes ein dichtes Netz bilden, welches denselben allseitig umflicht. . . . Alle diese Verzweigungen gewähren dem Fortsatz ein zerzaustes, rauhes Aussehen, infolgedessen er recht leicht von dem peripherischen Fortsatz einer sensiblen Zelle erster Art unterschieden werden kann. . . . Die sensible Zelle zweiter Art hat größtenteils eine birn- oder kugelförmige Form und enthält einen beträchtlich großen Kern. Von der Zelle entspringt eine große Zahl kurzer, feiner, stark verzweigter Fortsätze, welchen durchaus die Bezeichnung »Dendriten« zukommt. . . . Die Dendriten ordnen sich somit fächerförmig in der Nähe der Zelle an. . . . Häufig verläuft ein Teil der Dendriten einer sensiblen Zelle zweiter Art zu den Dendriten einer anderen gleichen Zelle, gewöhnlich der nächsten und tritt mit der letzteren in engste Berührung, wobei sich die Dendriten beider Zellen dermaßen verflechten, daß sie voneinander nicht unterschieden werden können. . . . . Auf diese Weise entsteht ein inniger Verband der Mehrzahl der sensiblen Zellen zweiter Art. Ich betone ausdrücklich der Mehrzahl der Zellen, da ich häufig Gelegenheit hatte, vollkommen isolierte sensible Zellen zweiter Art zu beobachten. . . ."

Stellen wir nun einmal, um die Differenz der beiden Darstellungen deutlich

zu machen, zwei Schemata nebeneinander, von denen das eine Textfig. 13a meine Darstellung wiedergibt, 13b diejenige DEINEKAS. Da wird denn auf den ersten Blick klar, daß DEINEKA genau das gleiche gesehen hat wie ich. Nur hält er das, was ich als Stützfaser beschrieb, für eine Nervenfaser zweiter Art, der celluläre kernhaltige Teil jener Faser ist bei ihm die Ganglienzelle zweiter Art und die keulenförmige Verbreiterung der Faser innerhalb der Papille, die dort die Nervenfaser umhüllt, wird von ihm für ein Nervennetz gehalten. Wie irrtümlich all das ist, werde ich nun zeigen. Eigentlich ist es

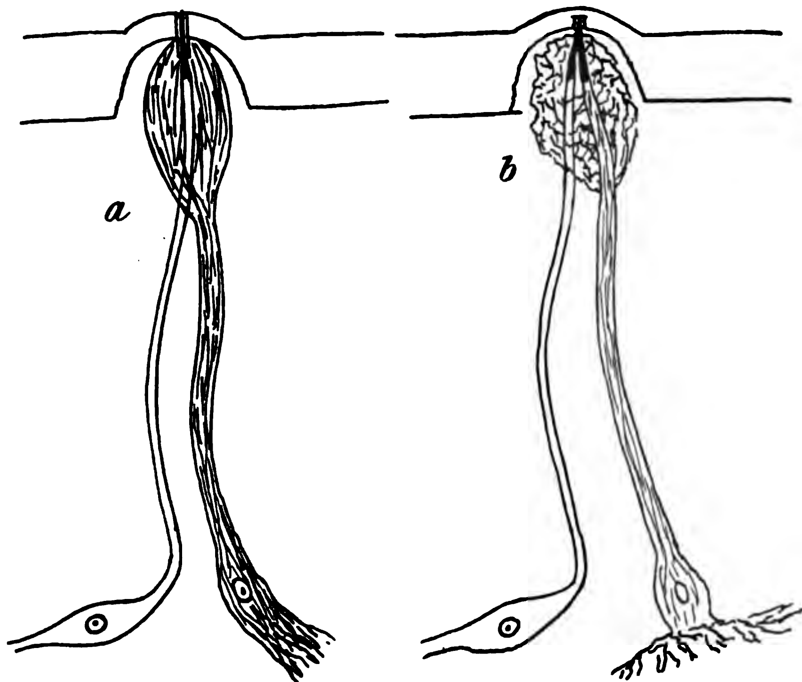


Fig. 13. Schema des Baues der Hautsinnesorgane. a nach GOLDSCHMIDTS, b nach DEINEKAS Schilderung.

erstaunlich, daß DEINEKA nicht selbst gegenüber seiner Deutung der Bilder stutzig geworden ist. Daß er neben den schönen, glatten Nervenfasern, die er doch sah, die „zerzausten" Gebilde, die er so anschaulich schildert, auch für Nervenfasern ansprechen konnte, daß er Gebilde, wie die unten in Textfig. 26, 27 reproduzierten, im Ernst für Ganglienzellen halten konnte, daß er gar nicht an den in seiner Fig. 43 so richtig wiedergegebenen dicken postanalen Stützzellen Anstoß nahm, die mit Nervenfasern und Ganglienzellen auch nicht die geringste Aehnlichkeit haben, daß er sich nicht fragte, was ein netzförmiger Sinneskolben für einen Sinn habe, wenn außerdem ja eine reizperzipierende Spitze vorhanden

ist, daß er all die wirr um das Sinnesorgan herumhängenden Fäden und Fädchen sich als sensible Organe funktionierend vorstellen konnte! Doch gehen wir auf die einzelnen Befunde ein.



Fig. 14.

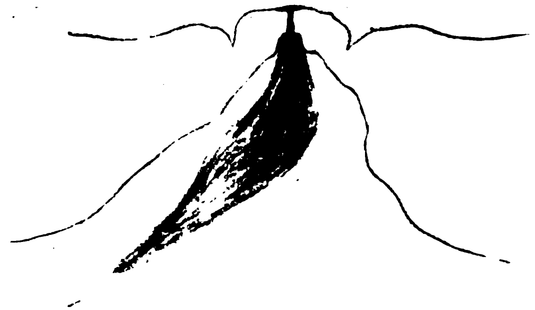


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.

Fig. 14. Schnitt durch eine Papille des ♂ Hinterendes mit 3 Nervenfasern und ihren chromatischen Kegeln in der Stützzelle. 55. 9. v. 1.

Fig. 15. Schnitt durch eine Sinnespapille des ♂ Hinterendes. Stützzelle mit den peripheren Teilen von 3 Nervenfasern und Endröhrchen. 55. 10. 2. v.

Fig. 16. Schnitt durch eine Sinnespapille des ♂ Hinterendes. Von den 3 Nervenfasern, die in der Stützzelle zur Peripherie treten, sind 2 getroffen, eine in ihrem Verlauf durch das Röhrchen. 22. 1. 6. 4.

Fig. 17. Schnitt durch eine Postanalpapille. Längsschnitt der Stützzelle und zweier Nervenfasern. In b Schrägschnitt derselben weiter zentral. 22. 1. 2. 8 u. 9.

1. Ein Kernpunkt der DEINEKAschen Ausführungen ist die Behauptung, daß ein jedes Sinnesorgan von zwei Nervenfasern und nur von zweien gebildet wird, und zwar soll dies für sämtliche Sinnesorgane des Ascariskörpers zutreffen. Diese

Angabe ist absolut falsch. Selbst wenn ich zunächst einmal die Stützfaser als Nervenfaser gelten lasse, trifft sie nicht zu. Ich kann beliebig viele Abbildungen von Papillen geben, in denen außer der Stützfaser 2 und 3 Nervenfasern vorhanden sind und habe auch bereits 1903 solche abgebildet. Hier mögen noch ein paar weitere Belege folgen, die sich nur auf Präparate beziehen, in denen die Nervenfasern absolut klar hervortreten. Textfig. 14 zeigt eine Papille, in der mit vollständiger Sicherheit 3 Nervenfasern festgestellt werden konnten; jede einzelne besitzt ihren chromatischen Kegel, das Endorgan ist im abgebildeten Schnitt nicht getroffen. Wenn also die Stützzelle auch mitgezählt würde, wären sogar 4 Nervenfasern vorhanden. Aehnlich liegt das Verhalten in Fig. 15 und 16, in denen je 2 Nervenfasern zur Haut verlaufen, was mit der Stützzelle 3 ergäbe. In Fig. 17 sind zwei Schnitte durch eine solche Papille gegeben, die nicht das Endorgan treffen. In a sieht man die ganze Stützfaser längsgetroffen und vorn ihr eingelagert die beiden Nervenfasern, hinten sind die gleichen Nervenfasern nochmals vom Schnitt getroffen. Im folgenden Schnitt sieht man dann die Stützfasern mit den beiden Nervenfasern schräg getroffen. Also in D.'s Terminologie zwei Fasern erster und eine zweiter Ordnung. Ich habe auch versucht, einige solche Bilder photographisch wiederzugeben. Mikrophotogramm 113 zeigt einen ähnlichen Längsschnitt wie der in Fig. 16 reproduzierte, man sieht die schwarzblau intensiv gefärbte Stützfaser, der vorn zwei graugefärbte Nervenfasern eingelagert sind. Deutlicher ist das Photogramm des Querschnitts Fig. 114, in dem zwei Postanalpapillen quer getroffen sind. In jeder sieht man die Stützzellen und in ihrem Innern die Querschnitte zweier hellerer Nervenfasern. Ich könnte diese Beispiele, wie gesagt, beliebig vermehren, aber es kann ja auch jedermann leicht selbst kontrollieren an einer beliebig gefärbten Serie durch ein Ascarishinterende. Stimmt die DEINEKAsche Angabe also nicht für das männliche Hinterende, so ist sie für die Kopfsinnesorgane ganz falsch. (DEINEKA gibt allerdings von ihnen keine Abbildungen.) Denn es findet sich z. B. in den Lippen ein Sinnesorgan, das von 11 Fasern gebildet wird, die in eine gemeinsame Stützzelle eingeschlossen wurden. In meinen früheren Arbeiten finden sich so viele absolut exakte Abbildungen des Organs und seiner Innervierung, wie der zugehörigen Sinneszellen 68—78, daß ich mich begnügen kann, auf sie zu verweisen. Nebenstehend nur ein Längsschnitt durch das Organ in Textfig. 18. Aber auch DEINEKA selbst hat Bilder gehabt, die Organe zeigen, die außer der Stützfaser zwei Nervenfasern besitzen. In seinen Figuren 9 und 10, die nebenstehend reproduziert sind (Textfig. 19), bildet er solche Organe ab, bei denen ausnahmsweise die Faser 2. Art nicht ihr typisches „zerzaustes" Aussehen hat, sondern glattrandig ist, wie die Faser 1. Art. Wie die Abbildungen zeigen, ist die Erklärung sehr einfach. In diesem Fall waren die beiden Nervenfasern eines Organs gefärbt, die Stützzelle, DEINEKAS

Faser 2. Ordnung, war aber einfach mit dem Methylenblau nicht gefärbt worden! Es steht also absolut fest, daß DEINEKAs Grundannahme der regelmäßigen Innervierung der Sinnesorgane durch zwei Nervenfasern irrig ist.

2. Die Hauptfrage ist natürlich, ob das, was DEINEKA als Nervenfaser 2. Art anspricht, wirklich eine solche ist, oder, wie ich behaupte, eine Stützzelle. Das was DEINEKA wohl dazu bestimmt, jene Bildung für eine Nervenfaser zu halten, war vor allem, daß sie sich mit Methylenblau tingiert. Darauf ist natürlich nicht der geringste Wert zu legen, denn es ist bekannt, daß sich damit sehr vielerlei färben kann und insbesondere sind Stützelemente des Nervensystems bekanntlich sehr dazu geneigt. Die Methylenblaufärbung an sich beweist eben gar nichts. Sodann fand ja DEINEKA eine Beteiligung am Aufbau der Sinnespapille, ferner einen nervenfaserartigen Abschnitt und eine Zelle, die sich als Ganglienzelle ansprechen

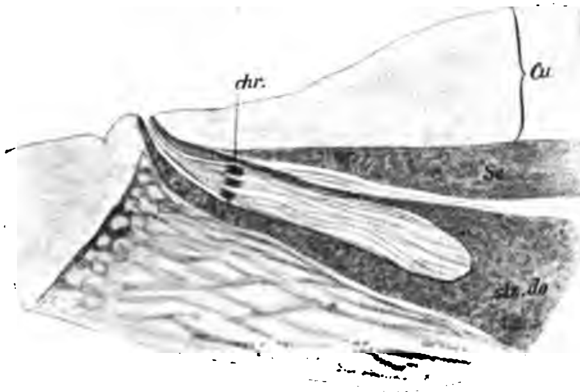


Fig. 18.

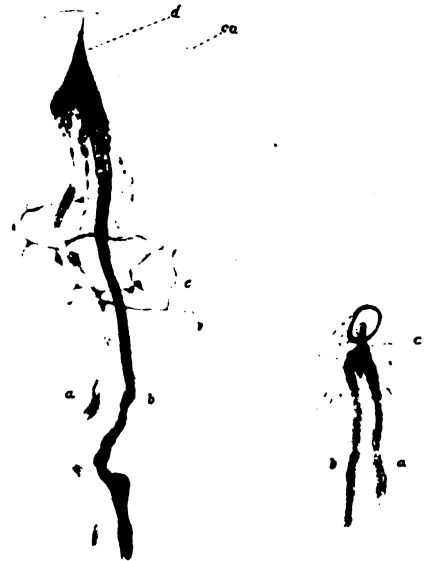


Fig. 19.

Fig. 18. Laterales Lippensinnesorgan im Schnitt. *chr* chromatische Kegel der 11 Nervenfasern, *Cu* Cuticula, *Sc* Subcuticula, *sts.do* Stützzelle. (Nach GOLDSCHMIDT 1903.)

Fig. 19. Zwei Sinnespapillen. (Nach DEINEKA.)

ließ. Wie steht es nun mit den einzelnen Punkten? Ganz absonderlich ist ja, was DEINEKA über das Verhalten der beiden Fasern innerhalb der Papille mitteilt; wäre es richtig, so hätte Ascaris die merkwürdigsten und kompliziertesten Hautsinnesorgane im ganzen Tierreich. Zunächst das Verhalten der echten Nervenfasern, DEINEKAs Fasern erster Art. An guten Schnitten läßt sich mit absoluter Sicherheit nachweisen, daß die Fasern vollständig ganzrandig und ohne die geringste Verästelung durch die Papille ziehen bis zu dem von mir beschriebenen cuticularen Röhrchen. Hier zeigen sie den charakteristischen Kegel, den DEINEKA auch sah, und ihr spitzes Ende durchsetzt das Röhrchen (s. Text-

fig. 15, 16, zahlreiche Abbildungen von 1903). DEINEKA sieht nun außerdem noch feine Verästelungen von der Faser abgehen. Was sie sind, werden wir gleich sehen, mit der Nervenfaser aber haben sie nichts zu tun. Daß diese völlig unverästelt ist und sich somit so verhält, wie bei den Hautsinnesorganen der meisten Wirbellosen, geht auch schon aus dem Verhalten der Neurofibrillen hervor. Jede sensible Faser hat eine haarscharfe axiale Neurofibrille, wie ich schon 1903 abbildete, und die auch in dieser Abhandlung sich mehrfach abgebildet finden, wie sich mit Fibrillenmethoden wunderschön darstellen läßt. Das was DEINEKA als Neurofibrillen schildert, ist nichts als eine allgemeine längsstreifige Struktur der



Fig. 20. Verhalten der „Sinnesfaser" 2. Art in der Papille. (Nach DEINEKA.)

Nervenfaser. Diese axiale Fibrille aber zieht, wie sich mit Sicherheit feststellen läßt, vollständig glatt und ohne die geringste Verästelung durch die Nervenfaser bis zum chromatischen Kegel, wo sie unsichtbar wird. Wie stimmen nun die Bilder, die ich von dem Verhalten der Stützzelle in der Papille gebe, zu dem komplizierten Nervennetz, das DEINEKA dort sieht? Daß die zwei Dinge nicht nebeneinander vorkommen können, ist klar, sie müssen also identisch sein. Daran kann denn auch nicht der geringste Zweifel herrschen. Man vergleiche z. B. meine Fig. 17 mit nebenstehenden Kopien nach DEINEKA (Fig. 20), die einige Fasern 2. Ordnung mit dem Sinnesorgan darstellen, um auf den ersten Blick zu sehen, daß das, was in meiner Darstellung die keulenförmige Anschwellung der

Stützzelle in der Papille ist, dort das die Papille dicht erfüllende Nervennetz darstellt. Wie erklärt sich nun die Differenz? Die Stützzelle hat eine längsfaserige Struktur; in der Papille erweitert sie sich zu einem keulenförmigen Gebilde, das in einer plasmatischen Grundlage mit Zonen verschiedener Dichte Faserzüge und Körnchen enthält (s. Textfig. 23), außerdem finden sich bisweilen stärkere, sehr stark tingierte Fibrillenbündel, wie sie Textfig. 21 und 22 zeigt. Diese Faser bildet, wie früher beschrieben wurde und aus den Abbildungen hervorgeht, das Röhrchen. Nun hat die Faser, die in sich eine Einheit darstellt mit plasmatischer Grundlage, wie ein jeder Schnitt zeigt, mit anderen Gewebsbestandteilen der Nematoden das gemein, daß sie syncytial mit der Umgebung verbunden ist. Sie



Fig. 21.

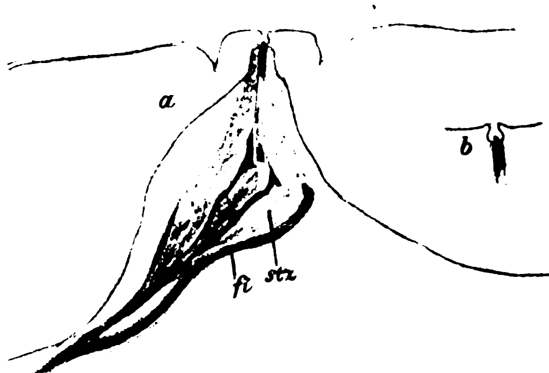


Fig. 22.

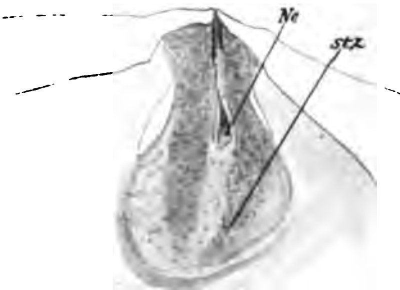


Fig. 23.

Fig. 21. Schnitt durch eine Papille des ♂ Hinterendes. Stützzelle mit dicken Stützfibrillen; von der Nervenfaser nur der chromatische Kegel sichtbar. Das Endröhrchen. 55. 9. 3. v.

Fig. 22. Schnitt durch eine Sinnespapille des ♂ Hinterendes. Stützzelle (*sts*) mit dicken Stützfibrillen (*fi*). Von der Nervenfaser nur der chromatische Kegel getroffen. Das Endröhrchen in b stärker vergrößert. 55. 8. v. 1.

Fig. 23. Schnitt durch eine Papille des ♂ Hinterendes. Die Stützzelle mit dem chromatischen Kegel der Nervenfaser. 59. 3. —3. —3.

geht also auf ihrer Oberfläche durch feine abzweigende Fäserchen direkt in das merkwürdig netzig-faserige Subcuticulagewebe über. Diese äußere Zone hat sich nun aus unerklärlichen Gründen in den Methylenblaupräparaten mitgefärbt und so ist die ganze Faser von einem Filz anhängender Subcuticulafäserchen überzogen, die DEINEKA trotz

des paradoxen Aussehens für ein Nervennetz hielt. Ein Blick auf die obigen Figuren DEINEKAs zeigt einem jeden, der schon einmal Nematodenepidermis gesehen hat, daß dem in der Tat so ist. Nun hat sich die Stützzelle in DEINEKAs Präparaten, wie er angibt, in verschiedener Weise mitgefärbt, so daß in manchen Abbildungen auch das faserige Plasma der Endkeule der Faser als Nervennetz erscheint. Es ist das alles so klar, daß es gar keiner weiteren Bestätigung mehr bedarf. Es lassen sich aber noch weitere Beweise anführen. Mit verschiedenen Färbungen, z. B. Chromhämatoxylin, kann man die Stützzelle intensiv blauschwarz färben, während die Nervenfasern blaßgrau bleiben. In einem solchen Präparat wird die Papille von einer schwarzen Keule mit ihrer charakteristischen Struktur erfüllt, die sich von den eingeschlossenen, sie direkt durchsetzenden Nervenfasern scharf abhebt. Ein Blick auf die abgebildeten Photogramme genügt wohl, um den Irrtum des Nervennetzes zu zerstören. Ein zufälliger Befund erlaubt mir, dem noch ein eklatanteres Beweisstück zuzufügen. In meiner Arbeit von 1903 habe ich bereits geschildert, wie in gewissen großen faserigen Zellen des Vorderendes der gewöhnlich zentral liegende Kern sich bisweilen an der Peripherie findet. Bisweilen findet sich nun genau das gleiche bei unserer Stützzelle und der Kern liegt ausnahmsweise in dem Papillenteil der Zelle. Ein solcher Fall ist in Textfig. 24 abgebildet: Innerhalb der erweiterten Stützzelle liegt der im Hämatoxylinpräparat tief blau gefärbte Kern (er geht durch 3 Schnitte der Serie), unten liegt die einzige Nervenfaser dieser Papille im Schrägschnitt. Wäre DEINEKAs Darstellung richtig, so wäre das Nervennetz in diesem Fall in eine Ganglienzelle verwandelt! Ich denke, ich brauche darauf nicht weiter einzugehen, auch nicht auf die Lippenpapillen hinzuweisen, für die genau das gleiche gilt, wie in der Arbeit von 1903 genau nach den Präparaten abgebildet ist und wie ich an Hunderten von Präparaten demonstrieren kann. Es steht also fest, daß das komplizierte Netz, das jene Methylenblaupräparate in der Papille zeigen, nichts ist, als das mißverstandene periphere Ende der die Nervenfaser umhüllenden Stützzelle mit anhängenden Epidermisfäserchen. Nur kurz sei hier noch das das Röhrchen durchsetzende zugespitzte Ende der Nervenfaser erwähnt. Nach

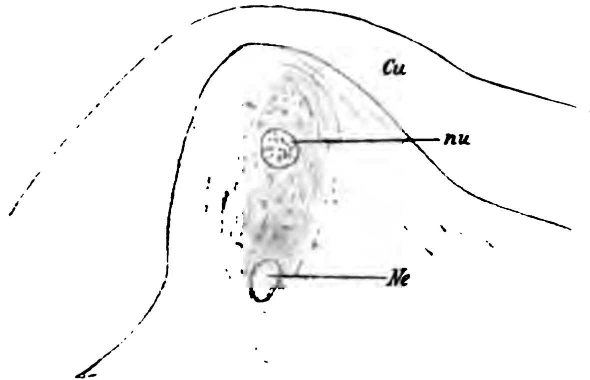


Fig. 24. Schnitt durch eine Sinnespapille, in der der Kern der Stützzelle innerhalb der Papille liegt. *Ne* Nervenfaser. 59. 1. 8. l.

DEINEKA endet es unter der Cuticula. Seine Bedeutung können wir uns allerdings nicht erklären, wenn das eigentliche Sinnesorgan etwa den Bau eines Wirbeltiertastkörperchens hätte. In Wirklichkeit durchsetzt aber das Spitzchen die Cuticula und endet frei nach außen, wie alle derartigen Hautnervenenden der Würmer, wie ich es auch früher beschrieb und in Textfig. 22 b nach einem sehr klaren Präparat nochmals abbilde. Schon diese Art der Nervenendigung beweist indirekt die Irrtümlichkeit der DEINEKAschen Interpretation.

Nach DEINEKA verlaufen dann also die beiden Nervenfasern in ihrer typischen Bauverschiedenheit zum Bursalnerv. Alles, was nun



Fig. 25. Längsschnitt durch Stützzelle und Nervenfaser einer Postanalpapille (zentral). B 11. 2. 9.

DEINEKA von den Nervenfasern zweiter Art angibt, beweist auf das klarste, daß er die Stützfasern vor sich hatte. Einmal ihr zerzaustes Aussehen; es ist schon oben erklärt. Dann die Deutlichkeit und Stärke der Neurofibrillen; in der Tat hat die Faser eine grobfaserige Struktur, was im Methylenblaubild die dicken Neurofibrillen ergab. Dazu läßt sich aber noch vielerlei anführen. Man beachte z. B. in Textfig. 17 b den Querschnitt durch Stütz- und Nervenfasern bei distinkter Färbung, um die Verschiedenheit sogleich zu sehen oder in dem intensiv gefärbten Längsschnitt Fig. 25. Das einzige, was die Verwechslung entschuldigen läßt, ist, daß die Stützzellen im männlichen Hinterende vielfach etwa ebenso dick sind wie die Nervenfaser. Doch trifft das durchaus nicht



Fig. 26. Drei „Ganglienzellen des 2. Typus“. (Nach DEINEKA.)

immer zu. DEINEKA hat selbst die mächtigen Stützzellen der Postanalpapille abgebildet, die mehr als zwanzigmal so dick sind als die Nervenfasern und trotzdem nicht Anstand genommen, sie für Nervenfasern zu halten! Im Vorderende findet sich eine Stützzelle, die die 11 Nervenfasern des betreffenden Organs umschließt und genau gebaut ist wie die des Hinterendes; folgerichtig wäre sie auch für eine Nervenfaser zu erklären.

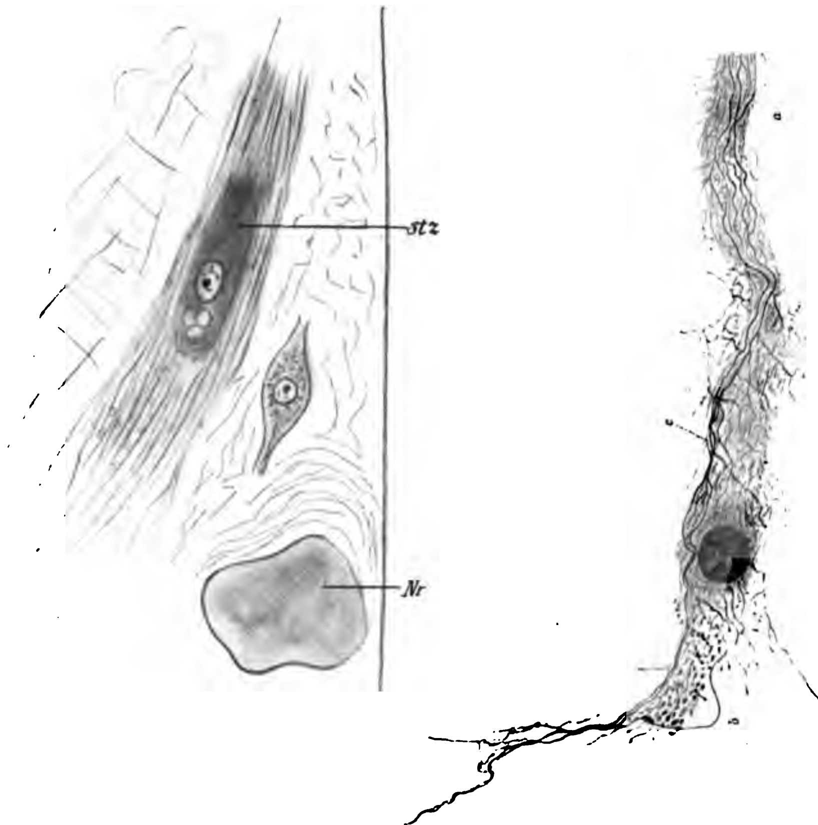


Fig. 27. Links Ende der Stützzelle des lateralen Lippenorgans. *Nr* Nervenring (nach GOLDSCHMIDT 1903), rechts eine der „Ganglienzellen des 2. Typus" (nach DEINEKA).

Nun gehen nach DEINEKA die Nervenfasern erster Ordnung in gewöhnliche Ganglienzellen des Bursalnerven über, wie schon längst bekannt ist und in seinen Methylenblaupräparaten besonders schön hervorzutreten scheint. Die Fasern zweiter Ordnung aber gehen in ganz merkwürdige Zellen über, wie oben zu lesen ist. Nebenstehend sind ein paar davon reproduziert (Textfig. 26). Ich glaube allerdings nicht, daß viele Forscher an die Existenz derartiger Ganglienzellen glauben möchten, trotzdem muß ich aufklären, wie sie zustande kommen. Es ist übrigens verwunderlich, daß DEINEKA nicht selbst gegen diese Zellen etwas skeptisch

wurde, als er fand, daß sie bisweilen völlig isoliert liegen und keinerlei Verbindungen haben, was für eine Sinneszelle doch wohl paradox ist. Nach meiner früheren Darstellung, die sich aufs neue bestätigt hat, sind diese Ganglienzellen zweiter Art natürlich die kernhaltigen Enden der Stützzellen. Ich habe sie genau für die Stützzellen der Lippensinnesorgane beschrieben, wo sie das gleiche Verhalten zeigen. Dieses Faserende zeichnet sich nun dadurch aus, daß hinter dem Kern die Faser allmählich zerfällt, sich auffasert und so schließlich in das umgebende Syncytium ausstrahlt. Im einzelnen verhalten sich dabei die jeweiligen Stützzellen typisch verschieden, wie in jener Arbeit nachzulesen ist. In nebenstehender Textfig. 27 sind nun nebeneinander gestellt ein Bild des Endes der

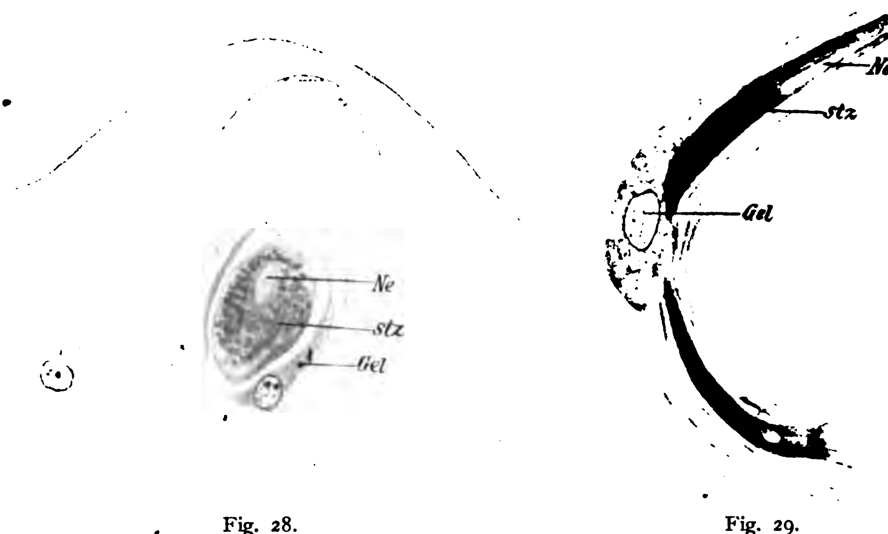


Fig. 28. Fig. 29.

Fig. 28. Querschnitt durch die zur Papille verlaufende Stützzelle *stz*, in deren Innern die Nervenfaser *Ne*, das ganze umgeben von einer Geleitzelle *Gel*, die nur bei diesem Postanalorgan sich findet. B. 11. 2. 5.

Fig. 29. Längsschnitt durch Stützzelle, Geleitzelle und Nervenfaser einer Postanalpapille. B. 11. 2. 7.

Stützfaser des lateralen Lippensinnesorgans (daneben liegt eine Sinneszelle) und eine Kopie einer Sinneszelle zweiter Ordnung nach DEINEKA. Ich glaube, das bedarf weiter keiner Erläuterung: ein Blick zeigt, was die Sinneszelle 2. Art, was ihre Dendriten und durchlaufenden Neurofibrillen in Wirklichkeit sind. Zum Ueberfluß habe ich in Textfig. 28 und 29 noch einmal eine solche Stützzelle einer Papille der Schwanzspitze abgebildet, die nahezu in ihrer ganzen Länge im Schnitt liegt und hinten ihre Aufsplitterung zeigt. Oben ist die Sinnesnervenfaser eingelagert. Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß die Stützzelle eines Lippensinnesorgans, wie ich 1903 ausführlich beschrieb und abbildete, mit ihrem kernhaltigen Teil in die Scheide des Nervenrings übergeht; sollte sie auch eine

Sinneszelle sein? Und doch ist gerade diese Faser besonders leicht mit einer Nervenfaser zu verwechseln, wovor ich schon damals warnte.

Es ist somit bewiesen, daß DOGIEL-DEINEKA, in der Hoffnung, bei den Nematoden eine Bestätigung ihrer Anschauung über den Bau der sensibeln Endapparate der Wirbeltiere zu finden, die von mir entdeckten, von LOOSS (1905) und ZUR STRASSEN (1904) wiedergefundenen spezifischen Stützzellen der Sinnesorgane im Methylenblaupräparat für Nervenzellen und -fasern hielten, aus den für die Stützelemente charakteristischen Bauverhältnissen einen besonderen Typus von Nervenelementen konstruierten und auf dieser falschen Interpretation fußend, einen schier unglaublichen Bau der Sinnesorgane aus ihren Präparaten herauslasen. Ihre sichtlich sehr instruktiven Methylenblaupräparate haben sehr schöne, wenn auch in den Ergebnissen nicht neue, Bilder der Nerventopographie geliefert, alles, was aber in Bezug auf die Sinnesorgane und ihre Innervierung über die Angaben früherer Forscher hinausgeht, beruht auf einer irrtümlichen Interpretation der Bilder, die, richtig betrachtet, die schönste Bestätigung meiner Darstellung liefern.

Ich muß nun auch gleich auf die anderen Resultate jener Arbeit eingehen, denen gegenüber es allerdings sehr schwer wird, Ausdrücke scharfer Kritik zu vermeiden. Alle auf die Neurofibrillen wie die Muskelinnervation bezüglichen Irrtümer sind bereits oben bei den betreffenden Kapiteln abgehandelt und kann also darauf verwiesen werden. Das letzte Hauptkapitel der Untersuchung behandelt die motorischen Zellen und ihre Verbindungen. Leider hat DEINEKA dies Kapitel nur mit Schematis illustriert, so daß es außerordentlich schwer ist, sich ein Bild davon zu machen, was er gesehen hat. Ich lasse im folgenden alle Angaben, die sich auf das Analganglion beziehen, beiseite, da ich diesen Körperteil nicht in dieser Richtung durchgearbeitet habe und betrachte nur die Angaben, die sich auf die Zentralorgane des Vorderendes beziehen. Verf. unterscheidet da 4 Typen von motorischen Zellen, denen gegenüber ich allerdings ratlos bin. Ich habe viele, viele Hunderte von Tieren in Totalpräparaten wie Schnittserien nach allen erdenklichen Methoden untersucht[1]) und ausnahmslos die gleichen 162 im I. Teil beschriebenen Zellen gefunden. Die Zellen hatten immer dieselben Fortsätze und sind in jeder Richtung so konstant, daß ich zu jeder auf den ersten Blick ihre Nummer sagen kann. Ich habe das auch ungezählte Male Kollegen

1) Es ist mir inzwischen auch gelungen, Methylenblaupräparate, wenn auch noch nicht ganz vollendete, zu erhalten (DEINEKA hat leider es unterlassen, sein Verfahren näher anzugeben), die natürlich nichts anderes zeigen als andere auch. Ich setzte deshalb auch die Versuche gar nicht weiter fort.

demonstriert. Von den Zellen, die Deineka beschreibt — allerdings nicht abbildet — ist mir aber nie eine begegnet, eine ausgenommen, die Zelle 48, und ich kann mit jeder Bestimmtheit, die nur erdenklich ist, behaupten, daß sie nicht existieren. Was die Ursache ist, daß Deineka aus den vorhandenen Zellen jene Typen herauslas, ist nur schwer zu vermuten. Hoffentlich entschließt sich Deineka, seine Abbildungen zu publizieren, damit es möglich ist, zellenweise festzustellen, was Anlaß zu all den Irrtümern gab.

Für alle seine motorischen Zellen ist charakteristisch, „daß sie sämtlich zwei Arten von Fortsätzen besitzen, 1) einen oder mehrere Fortsätze, welche vermittels ihrer Endverzweigungen mit den sensibeln Nervengeflechten in Verbindung treten, und 2) einen Fortsatz mit zahlreichen Seitenästchen, welche in Endapparaten auf den Muskeln endigen. Die ersten Fortsätze entsprechen den Dendriten der motorischen Zellen der höheren Tiere, der zweite den Nervenfortsätzen (Axonen)". Von diesen Zellen kommen im „Schlundring" der erste und zweite Typus vor. Es ist übrigens nicht ganz klar, was Deineka mit dem Schlundring meint. Man versteht ja darunter die den Oesophagus umgreifende, von einer festen Scheide eingeschlossene Zentralkommissur, in deren Umkreis sich die Kopfganglien befinden. Deineka scheint aber die Kommissur gar nicht von den Ganglien, diese wieder nicht von der Gesamtheit des umgebenden Gewebes trennen zu können und bezeichnet die ganze den Schlund umgebende Gewebsmasse, die das Bauchganglion enthaltende Bindegewebsbrücke, die vor dem Ring sich ausdehnenden Gewebsmassen usw. als Schlundring. Dadurch wird natürlich die Verwirrung noch vermehrt, indem er von Zellen im Schlundring spricht, während in Wirklichkeit nur 4 Zellen innerhalb des Ringes und alle anderen draußen liegen. Nach der Beschreibung, den Größenangaben und dem Schema p. 299 zu schließen, werden als motorische Zellen des ersten Typus ausschließlich die großen Zellen des G. ventrale betrachtet, die also Dendriten in das sensible Geflecht und einen motorischen Nerven in den Rückennerv entsenden. In Wirklichkeit sind aber alle diese Zellen unipolar und schicken ihren einen Fortsatz in die Kommissur. Was Deineka zu jener Angabe geführt hat, ist mir schlechterdings unbegreiflich, wie ich überhaupt nicht verstehen kann, wo er für die ja fast ausschließlich unipolaren Zellen, ein Charakteristikum vieler Würmer, alle jene Fortsätze herbrachte. Die einzigen Zellen, die ich nach jenen Angaben unterbringen kann, sind die Zellen seines zweiten Typus, da sich eine davon, leider die einzige überhaupt, auf einer richtigen Abbildung findet. Es ist das meine Zelle 48, die in der Tat die drei großen Fortsätze hat, wenn auch nicht die abgebildeten Dendriten. Außer diesen Zellen findet Deineka verschieden gestaltete kleinere Zellen, von denen die meisten bipolar sind, deren zwei kurze Fortsätze sich verzweigen, jedoch nicht aus dem Bereich des Schlundringes heraus-

treten. Was das für Zellen sein sollen, ist mir unerfindlich. Ferner findet DEINEKA „im Schlundring“ sensible netzförmige Geflechte und motorische Geflechte, die in seinem Schema an Stellen liegen, wo nur Bindegewebe existiert, so daß ich den Verdacht nicht unterdrücken kann, daß Teile dieses Gewebes sich bläuten und so nervös wurden. Ebenso rätselhaft sind die Angaben über die Längsnerven im Bereich des Kopfendes. Im Rückennerv sollen in der Nähe des Schlundringes nach dem Schema Zellen des 4. Typus liegen. Es ist aber absolut sicher durch Totalpräparate wie Serienrekonstruktionen festgestellt, daß er wenigstens im Vorderende zellenfrei ist. Denn die beiden Zellen des G. dorsale, das in demselben Bild, wie die meisten anderen Ganglien, nicht vorkommt, liegen ja nicht im Rückennerven. Sodann findet DEINEKA 4 Lateralnerven, die paarweise neben den Seitenlinien liegen. Er meint damit jedenfalls die von alters so genannten Sublateralnerven. Auch in ihnen sollen Zellen vom 4. Typus sein; es steht aber absolut sicher fest, daß diese Nerven zellenfrei sind. Vielleicht wurden sie mit den in der Seitenlinie liegenden Lateralnerven verwechselt und die Zellen des 4. Typus haben zur Grundlage die bipolare Zelle 36?

Ich will nicht weiter auf diese Dinge eingehen, da ich bei dem Mangel an Abbildungen keinen bestimmten Punkt festnageln kann. Eines aber ist sicher, daß alle die falschen Angaben wohl nicht entstanden wären, wenn DEINEKA nur eine Schnittserie durch das Vorderende gemacht hätte. Nach allem vorstehenden wird man mir aber auch wohl recht geben müssen, daß ich seinerzeit eine so scharfe Kritik über jene Untersuchungen fällte. Denn ich bin imstande, Punkt für Punkt nachzuweisen und durch zahllose eindeutige Präparate jederzeit zu belegen, daß von allen Angaben DOGIEL-DEINEKAs nicht eine einzige, die über das vorher Bekannte hinausgeht, richtig ist. Sie haben sich ihre Exkursion ins Gebiet der Wirbellosen doch etwas zu einfach vorgestellt, als sie versäumten, den aberranten histologischen Aufbau der Nematoden zuerst kennen zu lernen, ehe sie daran gingen, das Nervensystem mit einer einzigen Methode ohne jede Kontrolle zu betrachten. Ich kann nur wünschen, daß hiermit jene Untersuchungen aus der Literatur verschwinden, ehe sie in den Köpfen Urteilsunfähiger Unheil anrichten.

Literaturverzeichnis.

APÁTHY, S. (1893), Ueber die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. wiss. Mikr., Bd. 10.

— (1894), Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. mikr. Anat., Bd. 38.

— (1897), Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 12.

— (1898), Ueber Neurofibrillen und über ihre nervös-leitende Natur. Proc. 4th Intern. Congr. Zool. Cambridge.

— (1907 a), Bemerkungen zu den Ergebnissen RAMÓN Y CAJALS hinsichtlich der feineren Beschaffenheit des Nervensystems. Anat. Anz., Bd. 31.

— (1907 b), Meine angebliche Darstellung des Ascarisnervensystems. Zool. Anz., Bd. 32.

— (1909), Vortrag im königl. Aerzteverein in Budapest am 23. Januar 1909. Orvosi Hetilap, Bd. 53. (Zit. nach LENHOSSÉK.)

AUERBACH, L. (1898), Ueber die protoplasmatische Grundsubstanz der Nervenzelle etc. Monatsschr. Psychol. Neur., Bd. 4.

BETHE, A. (1903), Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig.

— (1908), Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen usw. Arch. ges. Physiol., Bd. 122.

BILEK, F. (1909), Die fibrillären Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 93.

BOCHENEK, A. (1901), Contribution à l'étude du système nerveux des Gastéropodes (Helix pomatia). Névraxe, T. 3.

BÜTSCHLI, O. (1874), Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. mikr. An., Bd. 10.

— (1892), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

— (1898), Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.

v. BUTTEL-REEPEN, E. (1902), Zur Kenntnis der Gruppe des Distomum clavatum etc. Zool. Jahrb., Bd. 17.

CAJAL, RAMON Y (1903), Un sencillo método de coloración selectiva del reticolo protoplasmico y sus effectos en las diversas organos nerviosos. Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid., T. 2. (Französisch in Bibl. anat., T. 14, 1905.)

— (1906), Las cellulas estrelladas de la capa molecular etc. Ibid., Vol. 4.

CARLSON, A. J. (1905), Further evidence of the fluidity of the conducting substance in nerve. Amer. Journ. Phys., Vol. 13.

CESA-BIANCHI, D. (1906), Ueber das Vorkommen besonderer Gebilde in den Eiern mancher Säugetiere. Arch. mikr. Anat., Bd. 67.

COLLIN, R. (1906), Recherches cytologiques sur le développement de la cellule nerveuse. Névraxe, T. 8.

DEINEKA, D. (1908), Das Nervensystem von Ascaris. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 89.

DOGIEL, V. (1908), Einige Worte aus Anlaß des „Nachtrag bei der Korrektur" usw. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 91.

DREYER, M. (1892), Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena.

ERHARD, H. (1910), Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellf., Bd. 4.

GOLDSCHMIDT, R. (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides L. und A. megalocephala CLAP. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 18.

— (1904 a), Ueber die sogenannten radiär gestreiften Ganglienzellen von Ascaris. Biol. Centralbl., Bd. 24.

— (1904 b), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 21.

— (1906), Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz., Bd. 29.

— (1907), Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. Protistenk. Suppl. 1.

— (1908 a), Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. I. Teil. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.

— (1908 b), Die Neurofibrillen im Nervensystem von Ascaris. Zool. Anz., Bd. 32.

— (1909 a), Dasselbe II. Teil. Ibid., Bd. 92.

— (1909 b), Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellf., Bd. 4.

— (1910), Sind die Neurofibrillen das leitende Element des Nervensystems? Sitzber. Ges. Morph. Phys. München, Mai 1910.

GURWITSCH, A. (1903), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.
HELD, H. (1895 und 1897), Beiträge zur Struktur der Nervenzelle und ihrer Fortsätze. Arch. f. Anat. u. Physiol.
— (1909), Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig, Barth.
HESSE, R. (1892), Ueber das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 54.
HOFMANN u. BLAAS, PFLÜGERS Arch. f. Phys., Bd. 125.
JÄDESHOLM (1905), Endocelluläre Netze oder durchlaufende Fibrillen in den Ganglienzellen. Arch. mikr. Anat., Bd. 67.
KOLTZOFF, N. (1906), Studien über die Gestalt der Zelle. I. Arch. mikr. Anat., Bd. 67.
— (1908), Desgl. II. Arch. f. Zellf., Bd. 2.
LEGENDRE, R. (1908), Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse. Arch. Anat. microsc., T. 10.
LENHOSSÉK, M. VON (1898), Bemerkungen über den Bau der Spinalganglien. Neurol. Centralbl., Bd. 17.
— (1910), Ueber die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen. Anat. Anz., Bd. 36.
LEUCKART, R. (1876), Die Parasiten des Menschen. 1. Aufl.
LOOSS, A. (1896), Ueber den Bau des Oesophagus einiger Ascariden. Centralbl. Bakter. Paras., Bd. 19.
— (1905), The anatomy and life-history of Anchylostoma duodenale. Rec. Egyptian Gov. School Med., Vol. 3.
LUGARO, E. (1895), Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali. Lo Sperim., Vol. 49.
MARINESCO, G. (1899), Études sur l'évolution et l'involution de la cellule nerveuse. Rev. Neurol. Paris.
MEYER, S. (1902), Eine Eisenimprägnation der Neurofibrillen. Anat. Anz., Bd. 20.
MERTON, H. (1907), Ueber den feineren Bau der Ganglienzellen aus dem Zentralnervensystem von Tethys leporina CUV. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 88.
MEVES, F. (1908), Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. mikr. Anat., Bd. 22.
NANSEN, FR. (1886), The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Mus. Aarb.
NISSL, T. (1903), Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena, Fischer.
PLENGE, H. (1899), Ueber die Verbindungen zwischen Geißel und Kern etc. Verh. naturh. Ver. Heidelberg, N. F., Bd. 6.
PRATI, L. (1909), Sulla resistenza del reticolo interno delle cellule nervose alla putrefazione. Ann. di Freniatr. Torino, Vol. 18.
PRENANT, A. (1899), Sur le protoplasma supérieur. Journ. Anat. Phys.
RETZIUS, G. (1905), Punktsubstanz, nervöses Grau und Neuronenlehre. Biol. Unters., N. F. 12.
ROHDE, E. (1892), Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr., Bd. 3.
— (1885), Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zool. Beitr., Bd. 1.
— (1891), Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr., Bd. 3.
— (1903, 1904), Untersuchungen über den Bau der Zelle. I u. III. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 75 u. 76.
— (1904), Die Sphärenbildungen der Ganglienzellen. Zool. Anz., Bd. 28.
SCHAFFER, K. (1905), Weitere Beiträge zur Histologie der familiären amaurotischen Idiotie. Journ. Psychol. Neurol., Bd. 14.
SCHIEFFERDECKER, P. (1906), Neurone und Neuronenbahnen. Leipzig.
SCHNEIDER, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
SCHNEIDER, A. (1866), Monographie der Nematoden. Berlin.
SCOTT (1899), Structure, Microchemistry and development of Nerve cells. Toronto Studies.
SMIRNOW, M. (1901), Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. mikr. Anat., Bd. 59.
STRASSEN, O. L. ZUR (1904) Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Zool. Jahrb., Suppl. 7.
STRASSER, H. (1907), Ueber Neuronen und Neurofibrillen. Bern 1907.
VAN GEHUCHTEN, A. (1897), Anatomie du système nerveux. Louvain. 4. Aufl., 1906.
VERWORN, M. (1908), Bemerkungen zum heutigen Stand der Neuronlehre. Mediz. Klinik, Jahrg. 1908.
WOLFF, M. (1903), Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. Allg. Phys., Bd. 3.
— (1905), Ueber die fibrillären Strukturen in der Leber des Frosches. Anat. Anz., Bd. 26.
— (1909), Ueber das Wesen des Neurons. Monatsschr. Psychol. Neurol., Bd. 26.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat in Arbeitstischhöhe von mir selbst gezeichnet. Wenn keine besonderen Angaben über die Vergrößerung gemacht sind, ist es ZEISS Apochr. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 6. Es sind alle Abbildungen ohne Rücksicht auf die Färbung des Präparates in schwarzweiß gezeichnet, da ja einem jeden die natürlichen Farben geläufig sind. Leider sind die Abbildungen, besonders die Neurofibrillen, vom Lithographen sehr grob wiedergegeben. Die Mikrophotogramme wurden von Dr. STEIN und mir bei 2 mm Immersion und Projektionsokular 1 mit dem Apparat der hiesigen psychiatrischen Klinik, den mir Kollege ALZHEIMER freundlichst zur Verfügung stellte, aufgenommen. Die von einem Kreis umgebenen Zahlen beziehen sich auf die Nummer der Zelle entsprechend der Bezeichnung im I. Teil meiner Arbeit. Die Zahlen am Ende der einzelnen Figurenerklärungen bezeichnen das abgebildete Präparat; da wo sie fehlen, liegen schon lange gefertigte Abbildungen vor, zu denen mir die Notizen verloren gingen. Wenn nichts bemerkt, bezieht sich die Abbildung auf A. lumbricoides.

Tafel 17.

Zur Unterscheidung von der Glia sind alle nervösen Teile gelb getönt.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Seitenlinie in der Nachbarschaft des Nervenrings zur Demonstration der Glia. Gelb der Ring und Zellen der Lateralganglien. Imm. 2 mm, Ok. 2. Chromhämatoxylin. 7. 3. v. l.

Fig. 2. Die membranöse Glia vor dem Nervenring (gelb) im Längsschnitt. Imm. 2 mm, Ok. 2. Chromhämatoxylin. 7. 3. 2. l.

Fig. 3. Die im Nervenring lateral gelegene Gliazelle bei A. megaloc. DELAFIELD-Hämatoxylin. 57. 4. v.

Fig. 4. Querschnitt durch den N. dorsalis nahe seinem Ursprung mit Gliazelle.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Gegend des Nervenrings lateral; Einstrahlen von Glia in den Ring. Dunkel die Ringscheide. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Chromhämatoxylin. 7. 3. l. v.

Fig. 6. Querschnitt durch den N. papill. sublat. auf der Höhe der Zelle 55. Links die Gliazelle, die das Gewebe um die Nerven bildet. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Chromhämatoxylin. 9. 4. 4. l.

Fig. 7. Glialamellen vor dem Ring mit Kernnest im ausgebreiteten Flächenpräparat. NISSL, Seifenmethylenblau. LEITZ Obj. 7, Ok. 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch den N. ventralis mit feinem Gliageflecht zwischen den Fasern. Chromhämatoxylin. 23. 5. 4.

Fig. 9. Die Zellen 9—11 in ihrem Gliakörbchen, in dem sie etwas geschrumpft sind. Totalflächenpräparat, Boraxkarmin-BLOCHMANNs Gemisch. LEITZ Obj. 7, Ok. 1. 201.

Fig. 10. Querschnitt durch die Rückenlinie direkt hinter dem Nervenring mit den Zellen 19, 20. Die deren Körbchen bildende Gliazelle.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Fortsatz der Zelle 47 im Rückennerv mit seiner Gliascheide. A. megaloceph. DELAFIELD-Hämatoxylin. 296. 2. 6.

Fig. 12. Die Bildungszelle des Gliakörbchens der Zelle 24. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Chromhämatoxylin. 18. 3. v. 1.

Tafel 18.

Fig. 13. Schnitt durch Zelle 23 mit dem Gliakörbchen. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Chromhämatoxylin. 18. 3. l. Fig. 13a, peripherer Anschnitt der gleichen Zelle, die eindringenden Radiärfäden im Quer- und Längsschnitt zeigend. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 8.

Fig. 14. Zelle 24 mit eindringenden Gliafäden. Eisenhämatoxylin. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. 56. 3. 11.

Fig. 15. Schnitt durch Zelle 46 mit ihrem Gliakörbchen. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Chromhämatoxylin. 18. 3. v.

Fig. 16. Stück eines Querschnitts durch den Nervenring von A. megaloc. zur Demonstration der verschiedenen Struktur der Fasern. Dorsalregion. DELAFIELD-Hämatoxylin. 296. 2. 2. 4.

Fig. 17. Ein Bündel Nervenfasern des N. ventralis im Längsschnitt. Die Plasmastruktur nur unten angedeutet. Fibrillenfärbung nach CAJAL. 370. 1. 1.

Fig. 18. Längsschnitt durch die dicke sensible Nervenfaser des sublateralen Lippensinnesorgans. APÁTHYs Goldchlorid. 637. 2. 2. —4.

Fig. 19. Durchtritt des zentralen Fortsatzes der Zelle 23 zwischen den Fasern des Rings bei A. megaloc. Zusammenbacken der Fibrillen. Schnitt 43 der Lateralrekonstruktion, DELAFIELD-Hämatoxylin.

Fig. 20. Muskelinnervation. Links im Längsschnitt eine an der Innervationsstelle anschwellende Nervenfaser. Die Fibrille nur streckenweise getroffen. Rechts Markbeutelfortsatz einer Muskelzelle mit Skelettfibrillen. An der Neurofibrille Abgang des mit der Skelettfibrille verschmelzenden Seitenastes. APÁTHYs Goldchlorid. 642. 2. 4. 9.

Fig. 21. Muskelinnervation. Längsschnitt durch Nervenfasern der Bauchnerven mit Fibrillenbündel, zu dem zwei Skelettfibrillen aus dem Markbeutelfortsatz treten und mit ihm verschmelzen. (Das Dreieck an der Zutrittsstelle der unteren Fibrille hat der Lithograph zugefügt.) APÁTHYs Goldchlorid. 640. 1. 3. 5.

Fig. 22. Muskelinnervation. Längsschnitt durch motorische Fasern der Bauchnerven. Rechts Verschmelzungsstelle des Innervierungsfortsatzes mit der Nervenfaser und der Skelettfibrille mit dem Neurofibrillenbündel. APÁTHYs Goldchlorid. 642. 1. 1. 14.

Fig. 23. Stück eines Längsschnittes durch ein Nervenbündel des N. ventralis. Die Plasmastruktur nur teilweise eingetragen. Fibrillenbild nach CAJAL. 370. 1. 1.

Fig. 24. Längsschnitte von Nervenfasern aus dem Nervenring. CAJAL. 372. 1. 3. 2.

Fig. 25. Muskelinnervation. Längsschnitt durch eine motorische Faser des Bauchnerven, mit der links eine ganze Reihe von Innervierungsfortsätzen der Muskelzellen verschmelzen. Zwei davon mit Fibrille. Links von der Faser Schnitte durch Innervierungs- und Befestigungsfortsätze, Stück eines Markbeutel-

fortsatzes mit solchen Fortsätzen mit axialen Skelettfibrillen. Apáthys Goldchlorid. 236. 1. 6. 6.

Fig. 26. Vier Sinnesnervenfasern des lateralen Lippenorgans. Apáthys Goldchlorid.

Fig. 27. Querschnitt durch ein laterales Nervenbündel. Eisenhämatoxylin. 232. 2. 1.

Fig. 28. Längsschnitt durch eine motorische Nervenfaser mit Verschmelzung zweier Muskelskelettfibrillen mit der Neurofibrille. Cajal. 370. 1. 2.

Tafel 19.

Fig. 29. Strukturbild der Zelle 36. Apáthys Goldchlorid. 264. 1. 1.

Fig. 30. Desgl. Zelle 90. Chromhämatoxylin. 23. 5. 6. 3.

Fig. 31. Desgl. Zelle 23 von A. megaloceph. Delafield-Hämatoxylin. 57. 4. v.

Fig. 32. Desgl. Zelle 32 von A. megaloceph. Desgl. 57. 4. 5. 3.

Fig. 33. Desgl. Zelle 16. Apáthys Goldchlorid. 604. 2. 2. —3.

Fig. 34. Desgl. Zelle 23. Apáthys Goldchlorid. 236. 1. 12. 2.

Fig. 35. Desgl. Zelle 26 mit rätselhaften Körpern (Artefakt). Apáthys Goldchlorid. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 2. 236. 1. 13. 1.

Fig. 36. Desgl. Zelle 37. Apáthys Goldchlorid. 253. 2. 7. 5.

Fig. 37. Desgl. Zelle 86. Chromhämatoxylin. 23. 5. 5. 3.

Tafel 20.

Fig. 38. Die Zellen 8 und 9 mit den an der Grenze von äußerer und mittlerer Alveolenschicht laufenden Neurofibrillen. Apáthys Goldchlorid. 625. 2. —6.

Fig. 39. Die Zelle 77 mit siderophilen Stäbchen. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Eisenhämatoxylin. 232. 1. 9. v.

Fig. 40. Schnitt durch die in ihrer Gliahülle geschrumpfte Zelle 20. Der Nervenfortsatz ist nicht getroffen; Neurofibrillen. Apáthys Goldchlorid. 607. 1. 5. —5.

Fig. 41. Die Zelle 77 mit siderophilen Körnchen und Stäbchen. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Eisenhämatoxylin. 232. 1. 9. 1.

Fig. 42. Die Zelle 20. Nervenfortsatz nicht getroffen. Uebergang der radiären Gliafäden in die konzentrischen Neurofibrillen. Apáthys Goldchlorid. 637. 2. 2. —8.

Fig. 43. Die Zelle 18. Uebergang der Neurofibrillen des Stiels in die Zentralkapsel. Apáthys Goldchlorid. 606. 1. 3. —7.

Fig. 44. Neurofibrillen in der Zelle 3. Apáthys Goldchlorid. 236. 1. 6. 5.

Fig. 45. Desgl. Zelle 80. Apáthys Goldchlorid. 618. 2. 4. 12.

Fig. 46—50. Neurofibrillen und Zentralkapsel der Zelle 25. Apáthys Goldchlorid. 635. 1. 6. 12; 642. 1. 4. 1.; 626. 1. 5. —18; 605. 2. 1. 14; 617. 1. 4. 15.

Fig. 51. Zelle 25. Zentralkapsel und Tigroidschleifen. Apáthys Goldchlorid. 636. 1. 2. 2.

Fig. 52. Zelle 25. Zentralkapsel und radiäre Gliafäden. Toluidinblau nach Bethe. 351. 3. 2. 2.

Fig. 53. Zelle 25. Drei aufeinanderfolgende Schnitte mit Tigroidschleifen. Chromhämatoxylin. 7. 3. 6. 2—4.

Fig. 54. Zelle 24 mit Tigroidfadenknäueln. APÁTHYS Goldchlorid. 235. 2. 2. 6.

Fig. 55. Zwei Schnitte durch Zelle 25 mit Tigroidfäden. Eisenhämatoxylin. 232. 1. 7. 2.

Tafel 21.

Fibrillenbilder der kleinen Zellen, sämtlich mit APÁTHYS Goldchlorid. Die Fibrillen sind überall vom Lithographen zu grob und nicht genügend schwarz wiedergegeben.

Fig. 56. Zelle 44 mit distalem Zentralkapselfortsatz. 604. 1. 4. 6.

Fig. 57. Zelle 34. 236. 1. 5. 2.

Fig. 58 und 59. Zelle 31. 236. 1. 12. 1; 607. 1. 3. 13.

Fig. 60 und 61. Zelle 32. 236. 1. 12. 2; 618. 1. 4. v.

Fig. 62—64. Zelle 28. 642. 1. 4. l.; 642. 1. 4. v.; 626. 1. 5. —6.

Fig. 65 und 66. Zelle 2 (irrtümlich mit 1 bezeichnet). 629. 2. 2. 16; 619. 1. 2. 13.

Fig. 67. Zelle 1. 253. 1. —3. 4.

Fig. 68—72. Zelle 29. In 72 nur die Umgebung des Kernes gezeichnet. 642. 1. 5. —11; 618. 2. 1. v.; 626. 1. 5. —6; 611. 1. l. 10; 233. 1. l. —4.

Fig. 73—75. Zelle 4. Fig. 73 im Querschnitt, in a Flächenbild der Zentralkapsel. 630. 1. 5. —4; 236. 1. 5. 6; 253. 1. —3. —3.

Fig. 76. Zelle 29. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte, in a die Zentralkapsel angeschnitten. 618. 1. 5. 9 und 10.

Fig. 77—80. Zelle 6. 253. 1. —3. l.; 235. 1. 6. 3; 236. 1. 6. 5; 236. 1. 5. 6.

Fig. 81. Zelle 77 in zwei Schnitten. Punktiert die in weiteren Schnitten liegenden Nervenfortsätze. 621. 2. 1. 2 und 3.

Fig. 82. Zelle 78. 635. 2. 1. 4.

Fig. 83. Zelle 76. 236. 1. 12. 5.

Fig. 84. Zelle 75 und 77. 254. 1. 5. —3.

Fig. 85. Zelle 52. 603. 1. 4. 8.

Fig. 86. Zelle 77. 630. 2. 3. —4.

Fig. 87—90. Zelle 51. Fig. 88 und 89. Schrägschnitt. 620. 1. 4. 13; 612. 1. l. 16; 618. 2. 1. —6; 637. 2. 1. —3.

Fig. 91 und 92. Zelle 67. 235. 1. v. 3; 613. 1. 3. —6.

Fig. 93. Zelle 52. 628. 2. 1. 9.

Tafel 22.

Fig. 94. Zelle 8 im CAJAL-Präparat. 372. 1. 1. 13.

Fig. 95. Zelle 36. Desgl. 435. 1. 3. 11.

Fig. 96. Zelle 52. Desgl. 371. 2. 2. 11.

Fig. 97. Zelle 5. Desgl. 370. 1. 2. 16.

Fig. 98. Zelle 1. Desgl. 370. 1. 12. 16.

Fig. 99. Stück aus dem Protoplasma einer Muskelzelle. CAJAL. 370. 1. 2. 14.

Fig. 100. Zelle 24. Plasma nicht ausgeführt. APÁTHYS Goldchlorid. 233. 1. l. —4.

Fig. 101. Zelle 24. Desgl. 233. 1. 6. 2.

Fig. 102. Zelle 36. Plasmaschichten nur angedeutet. APÁTHYS Goldchlorid. 621. 2. 1. 1.

Fig. 103. Zelle 36. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte. Wie vorige 605. 2. 1. 14 und 15.

Fig. 104. Längsschnitt durch eine Nervenfaser mit ROHDEschen Sphären. A. megalocephala. DELAFIELD-Hämatoxylin. 296. 2. 6.

Fig. 104a. Eine einzelne Sphäre aus der gleichen Nervenfaser.

Fig. 105. Desgl. aus dem Ektoplasma einer Bauchganglienzelle. APÁTHYS Goldchlorid. 233. 1. 6. 4.

Fig. 106. Die Zelle 39, von der nach rechts die sensible Faser der Halspapille abgeht, darunter die Stützzelle, rechts die Geleitzelle. APÁTHYS Goldchlorid. Imm. 2 mm, Komp.-Ok. 4. 233. 1. 5. 3.

Fig. 107. Geleitzelle einer Halspapille mit Stützfibrillen. APÁTHYS Goldchlorid. 254. 1. 5. 5.

Fig. 108. Arkadenzelle mit Stützfibrillenbündel. Chromhämatoxylin. 7. 4. 10.

Fig. 109. Desgl. neben dem Kern. ROHDEsche Sphären. Chromhämatoxylin. 7. 4. 12.

Fig. 110. Stück zweier Bauchnervenfasern mit rätselhafter Bildung.

Fig. 111. Schrägschnitt durch einen Ast der büschelförmigen Zelle mit Fibrillenbündel. Chromhämatoxylin 108.

Fig. 112. Desgl. im Längsschnitt.

Tafel 23. Mikrophotogramme.

Fig. 113. Längsschnitt durch eine Postanalpapille. Die Stützzelle mit kolbiger Anschwellung in der Papille. In ihr zwei schräg getroffene Nervenfasern. Chromhämatoxylin.

Fig. 114. Querschnitt durch zwei Postanalpapillen. Stützzellen mit je zwei Nervenfaserquerschnitten. Chromhämatoxylin.

Fig. 115. Längsschnitt durch die dicke Nervenfaser des sublateralen Lippensinnesorgans direkt vor dem Ring. Unten die Ringscheide mit dem Abgang der zugehörigen Stützfaser. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 116. Zelle 29 am Nervenring. Kern von der Zentralkapsel umgeben, die Neurofibrille unscharf. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 117. Zelle 6. Uebergang der Neurofibrillen in die Zentralkapsel. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 118. Zelle 44 mit Neurofibrille und Zentralkapselfortsatz in den Beutel. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 119. Links Zelle 23, rechts 25, unten 68. Erklärung im Text. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 120. Zelle 23. Eindringen der radiären Gliafäden in die Zelle. Chromhämatoxylin.

Fig. 121. Zelle 20. Photogramm zu Fig. 42 (s. dort). APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 122. Zelle 25. Die Zentralkapsel, oben links Insertion der Gliafäden. APÁTHYS Goldchlorid.

Fig. 123. Desgl. Der Kern ist nicht eingestellt, links unten der Uebergang der einen Neurofibrille in die Kapsel. APÁTHYS Goldchlorid.

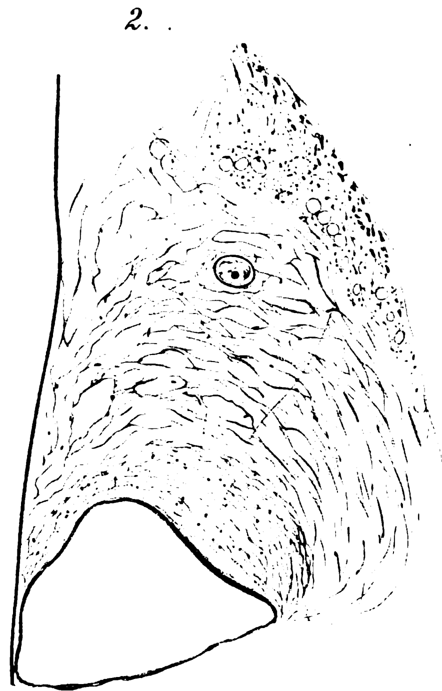
Fig. 124. Zelle 25. Zentralkapsel, rechts Insertion eines Gliafadens. CAJAL.

Fig. 125. Zelle 31. Die Fibrille läßt ihre Zweiteilung beim Uebergang in die Zentralkapsel erkennen (letztere unscharf). APÁTHYS Goldchlorid.

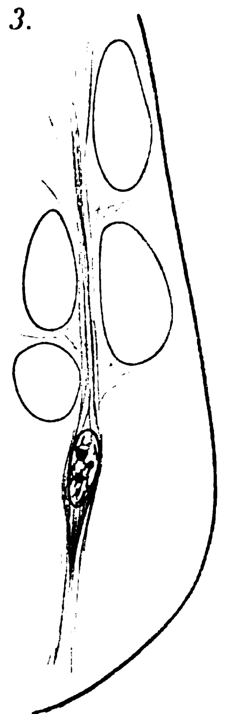
1.



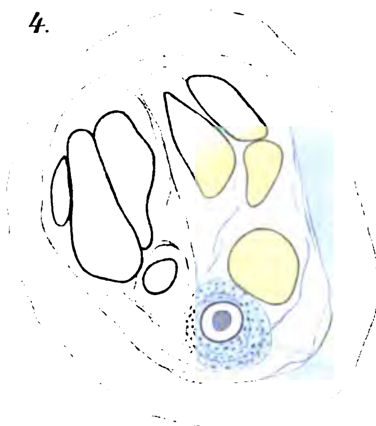
2.



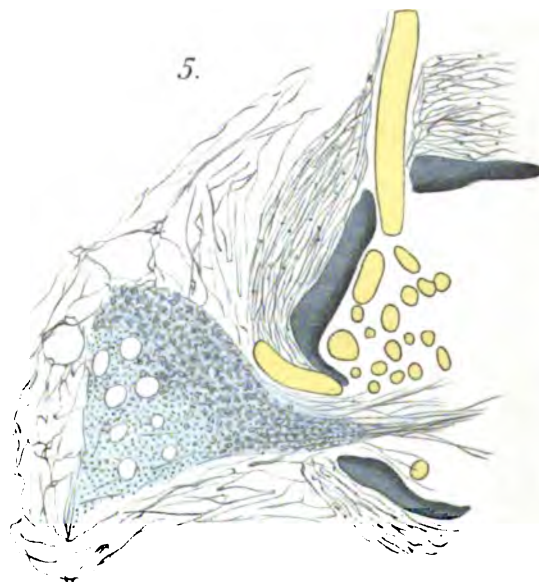
3.



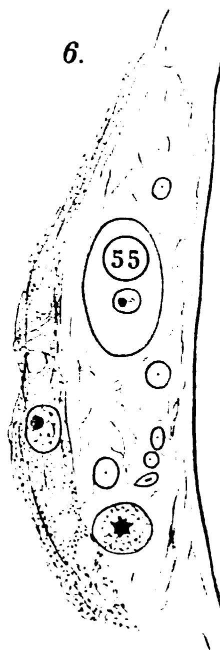
4.



5.



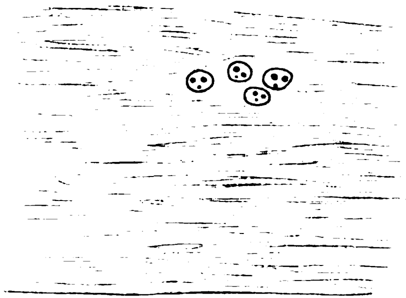
6.



Goldschmidt

Verlag von Gus

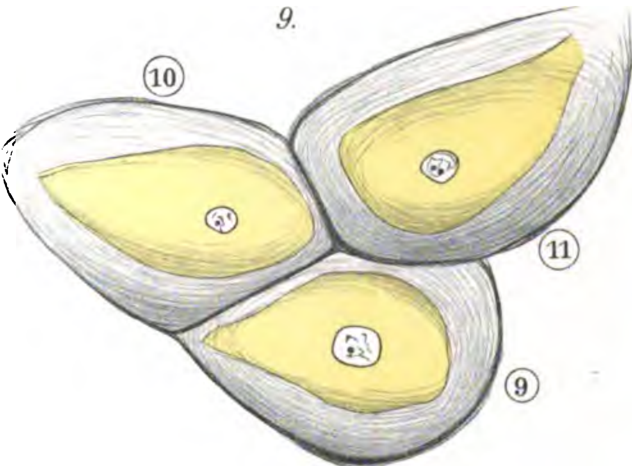
7.



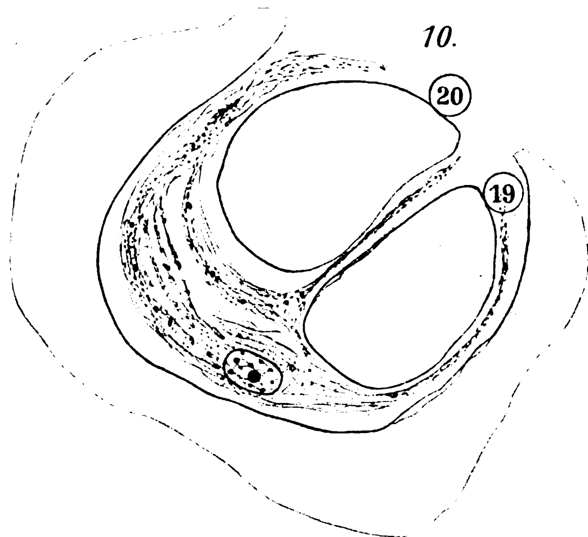
8.



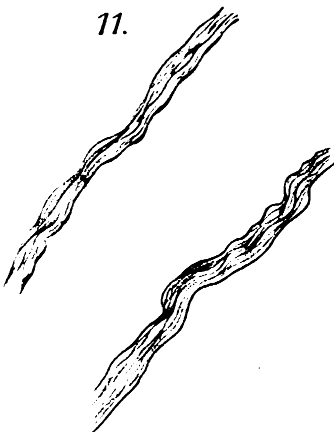
9.



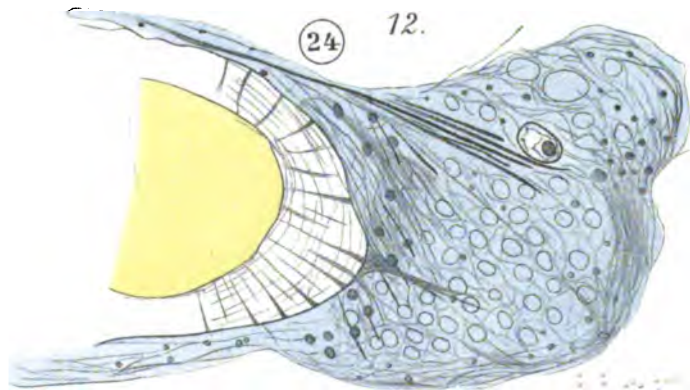
10.



11.

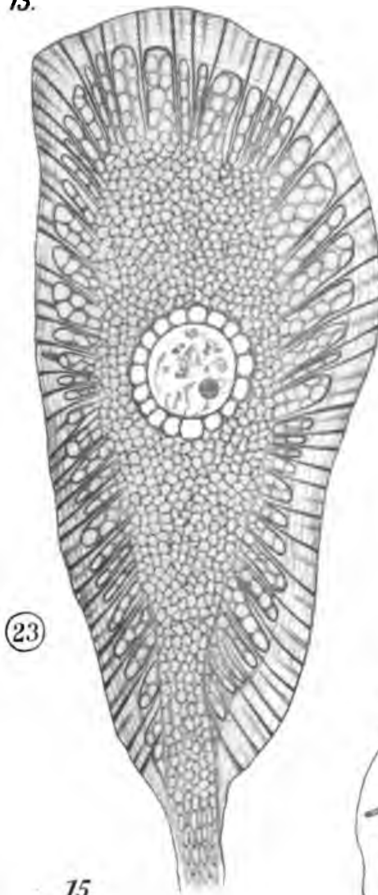


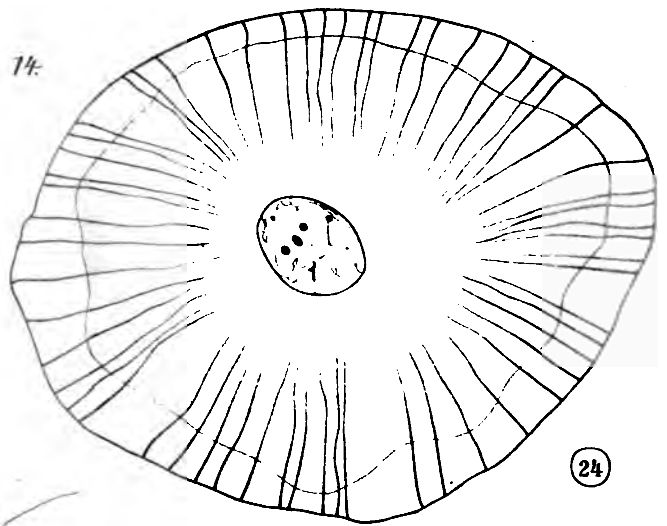
12.



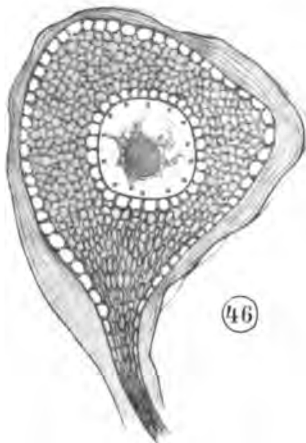
…v Fischer in Jena

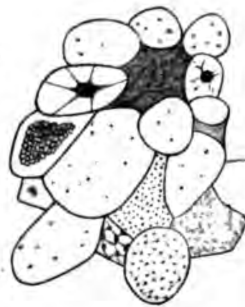
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



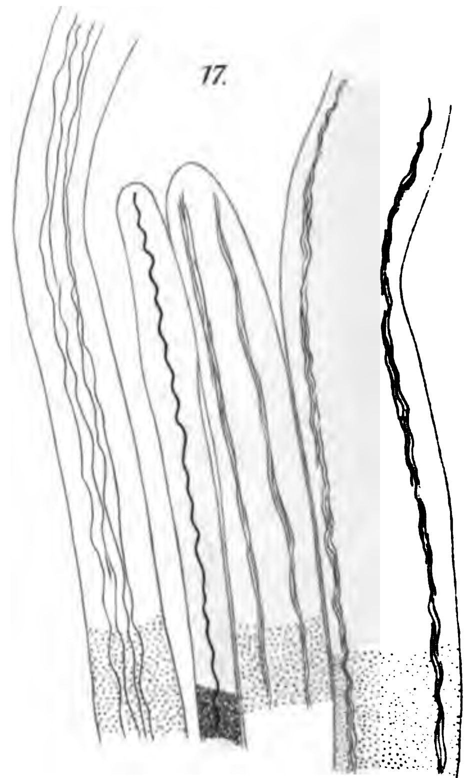


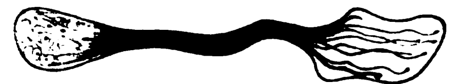






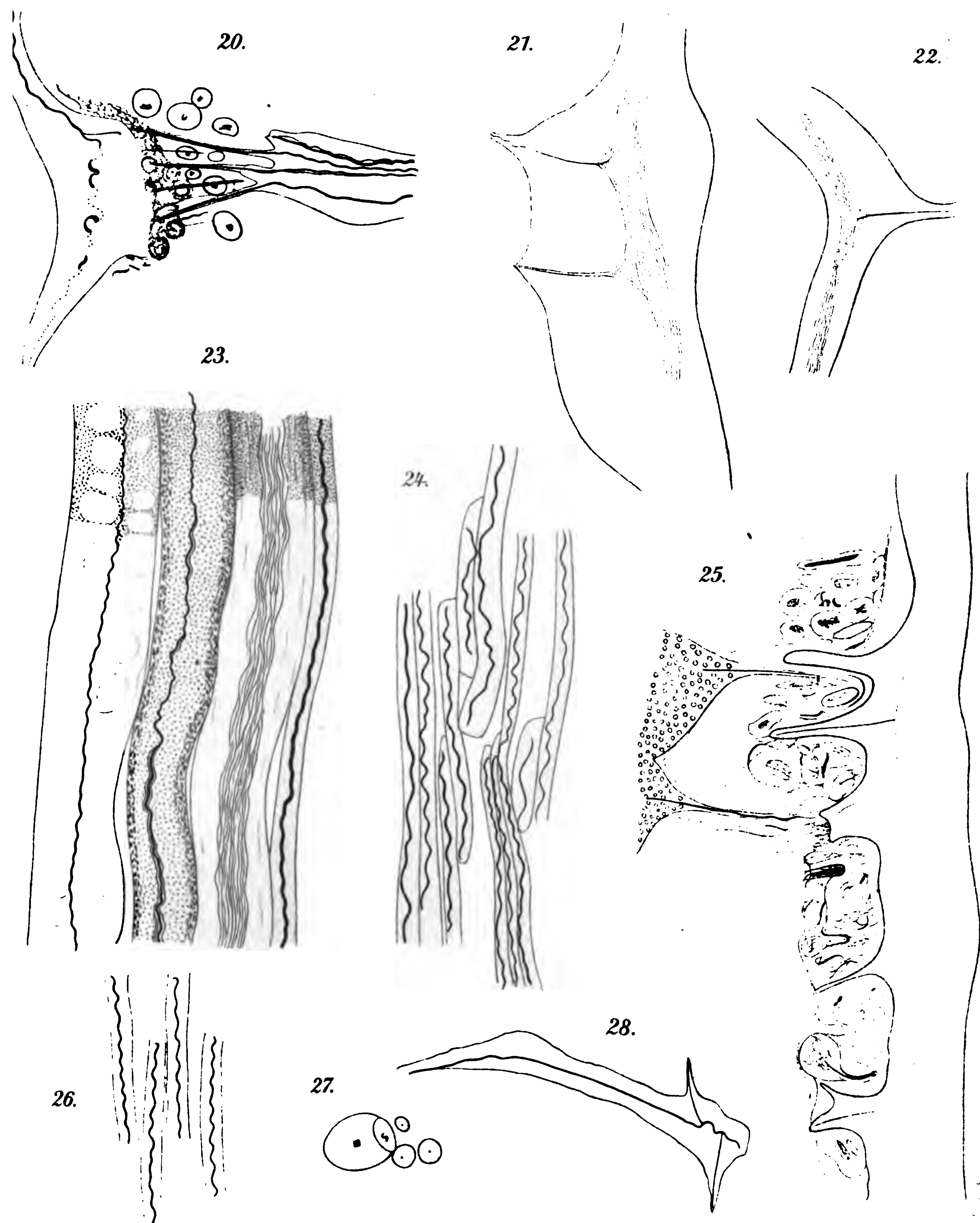






Goldschmidt

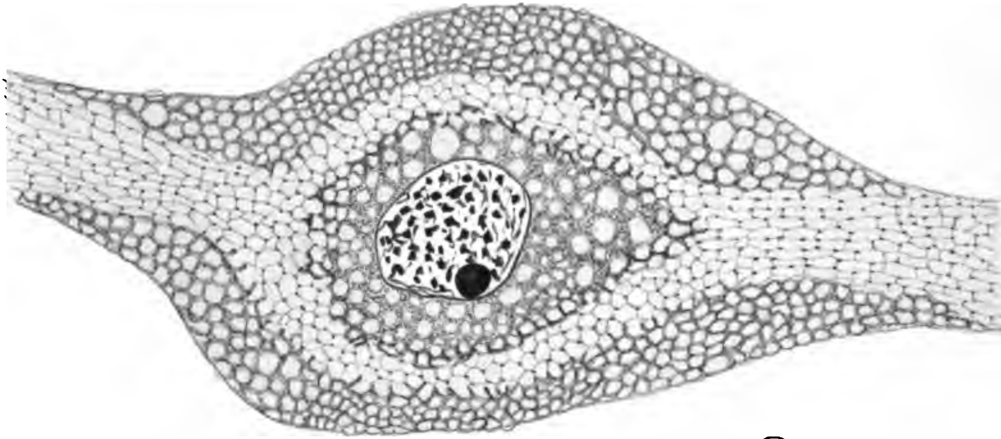
Verlag von Gustav



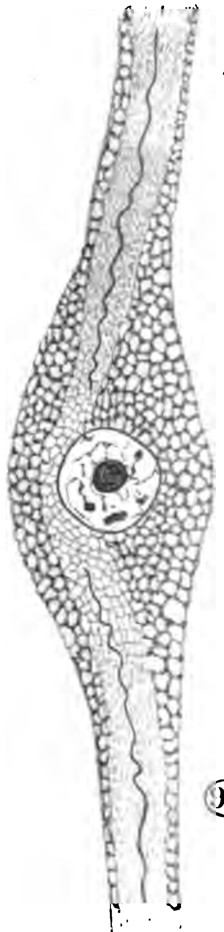
Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

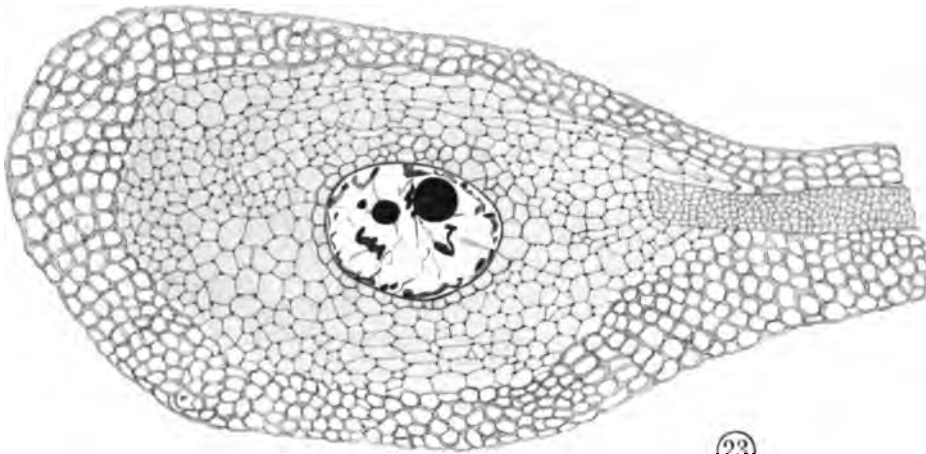
29.



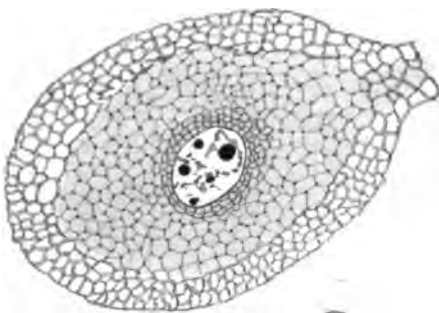
30.



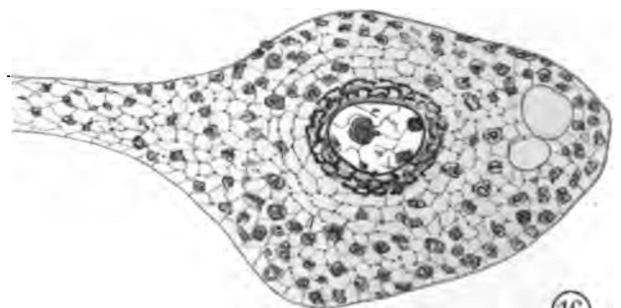
31.

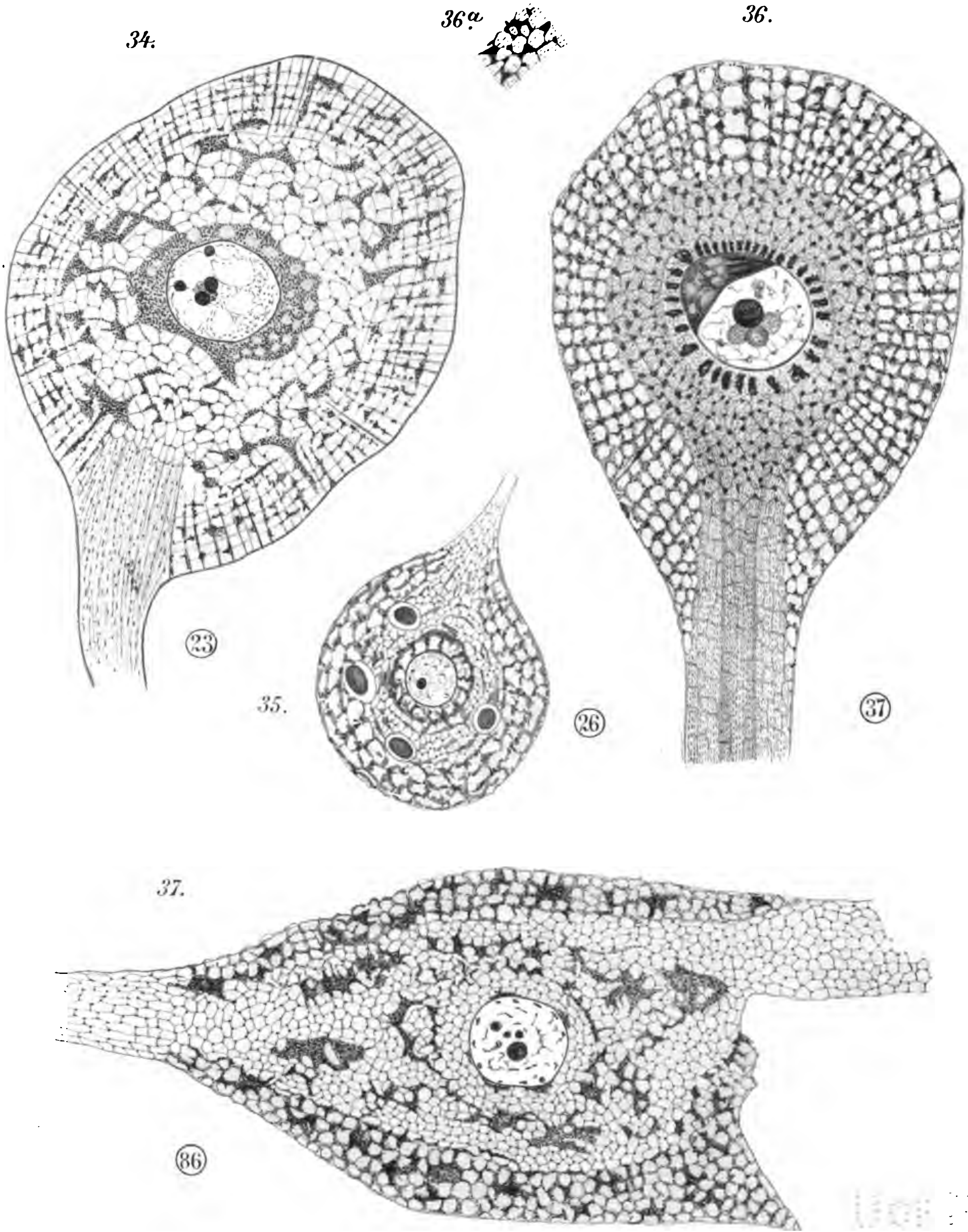


32.



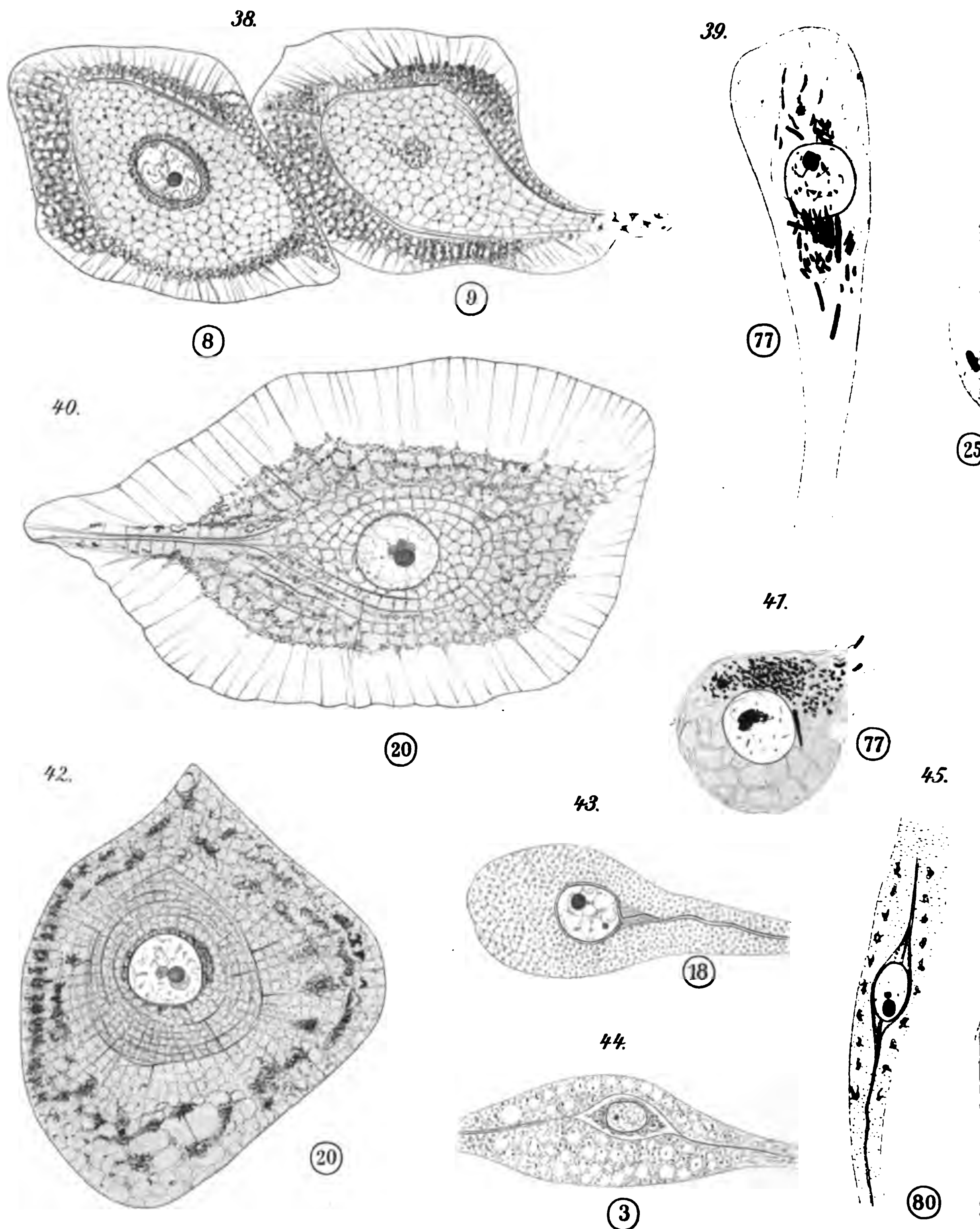
33.





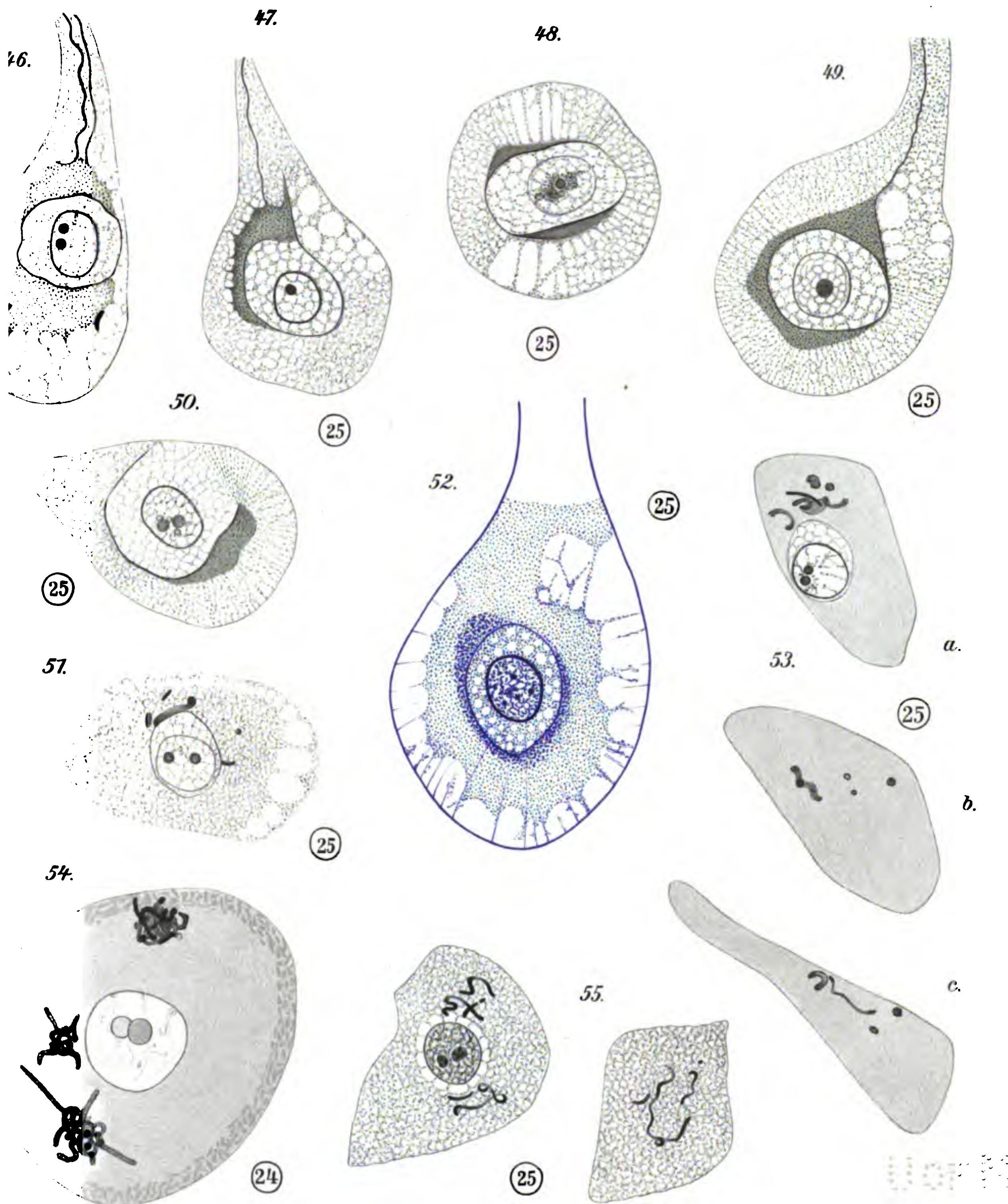
·ischer in Jena

Lith Anst v E A Funke Leipzig

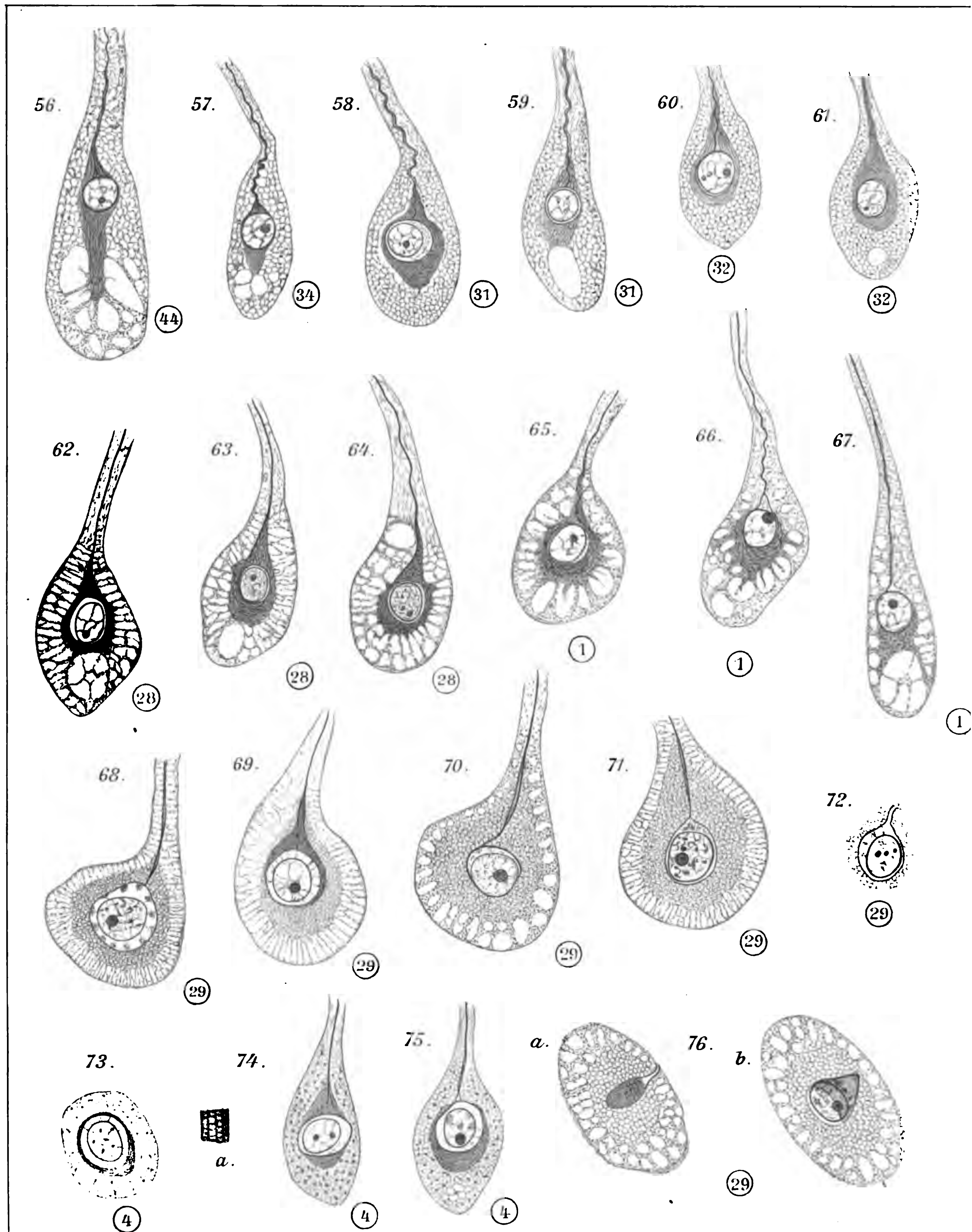


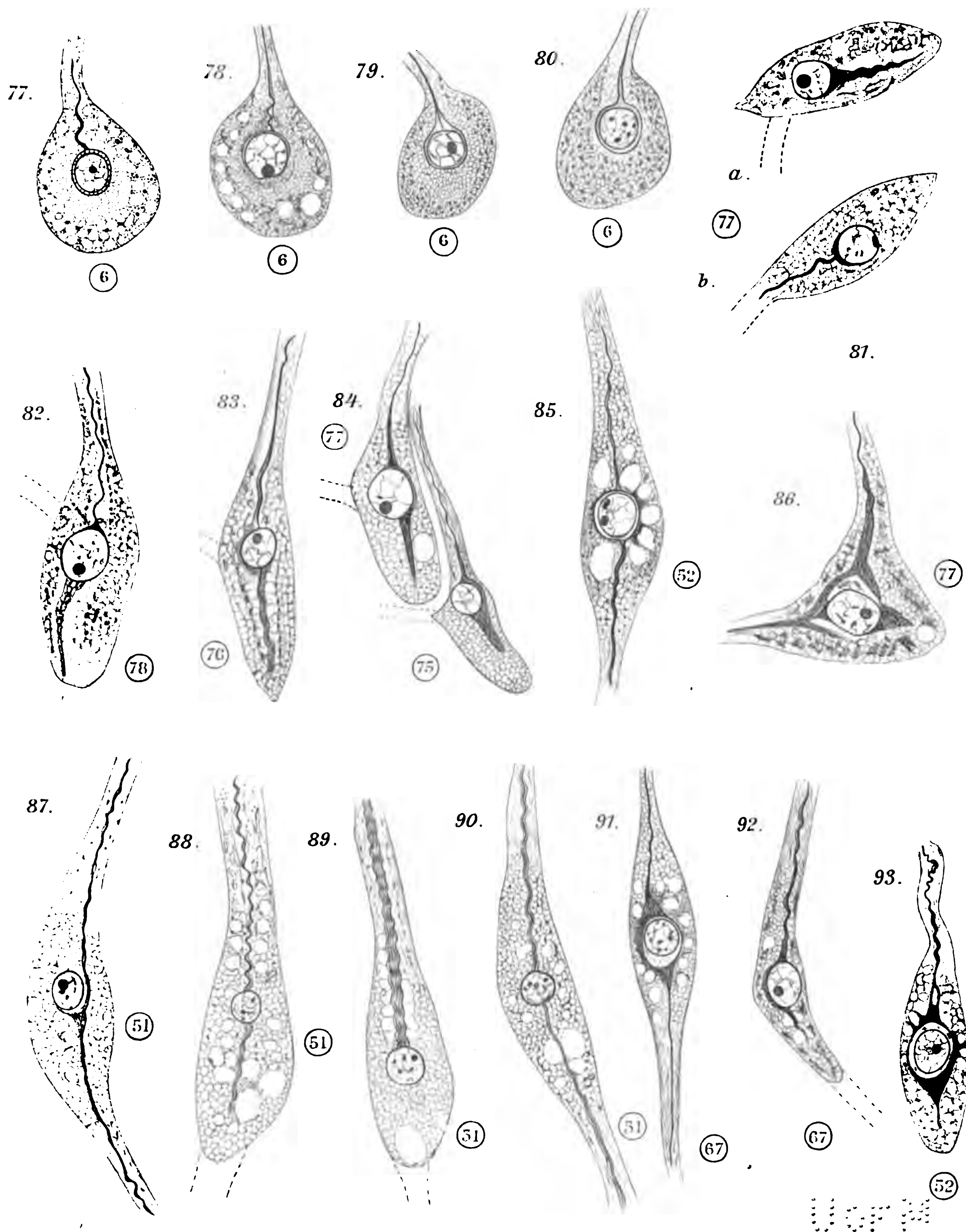
Goldschmidt

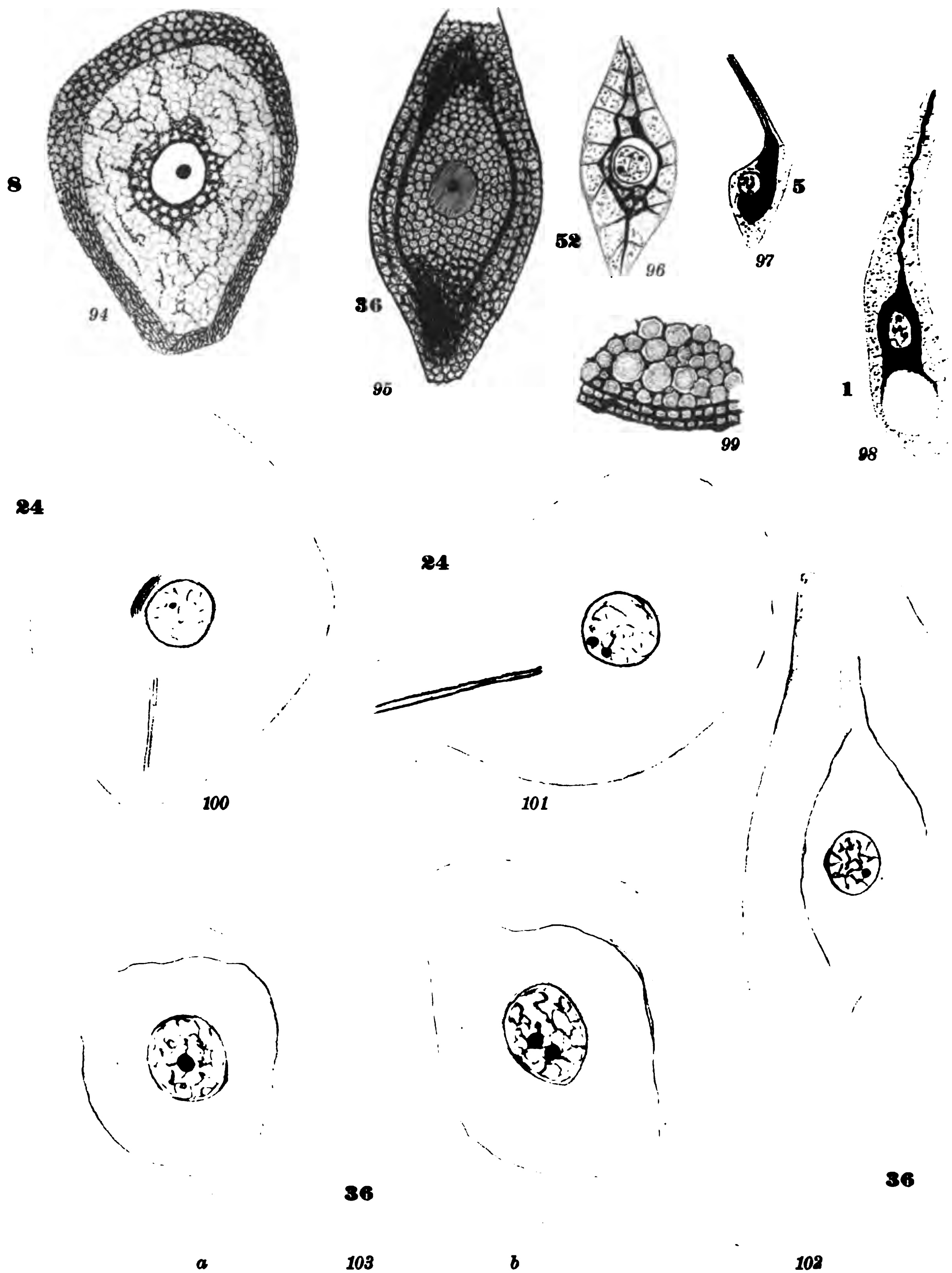
Verlag von Gust

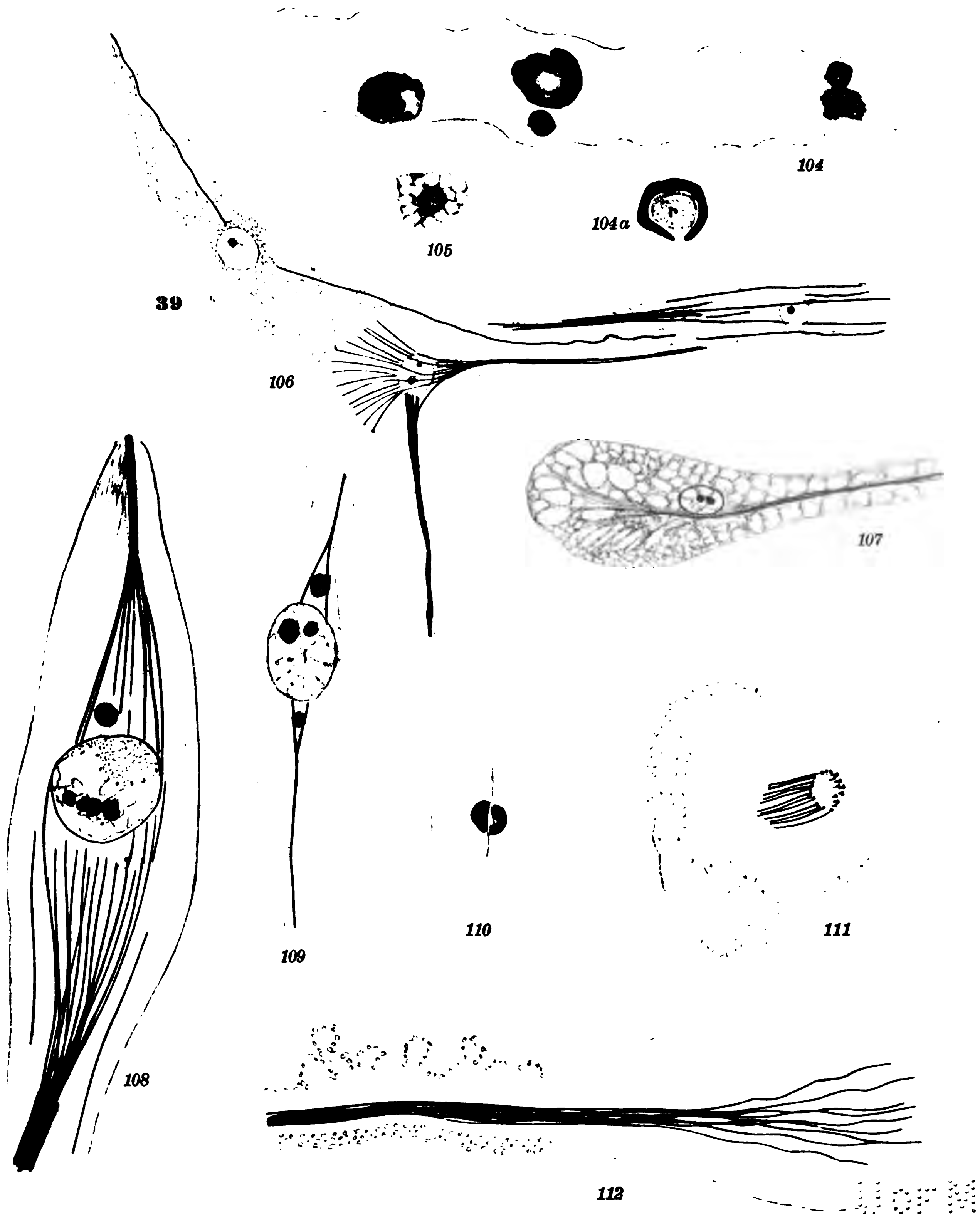


…ischer in Jena
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.


56.
57.
58.
59.
60.
61.
44
34
31
31
32
32
62.
63.
64.
65.
66.
67.
28
28
28
1
1
1
68.
69.
70.
71.
72.
29
29
29
29
29
73.
74.
a.
75.
a.
76.
b.
4
4
4
29

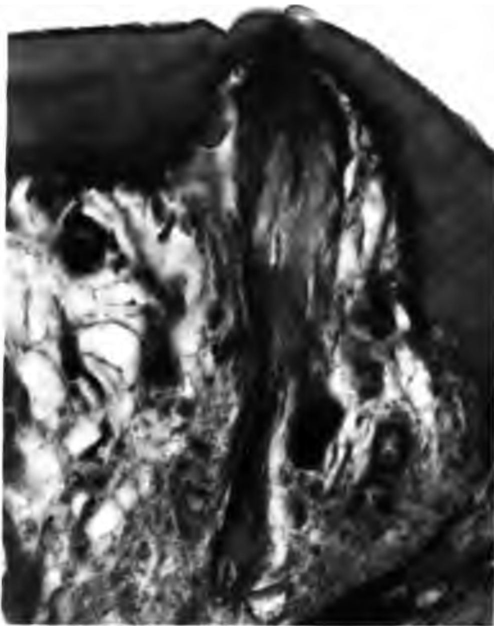

77.
6
78.
6
79.
6
80.
6
a.
77
b.
81.
82.
78
83.
76
84.
77
75
85.
52
86.
77
87.
51
88.
51
89.
51
90.
51
91.
67
92.
67
93.
52


8
94
36
95
52
96
97
5
99
1
98
24
24
100
101
36
36
a
103
b
102



ischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.



113.



114.

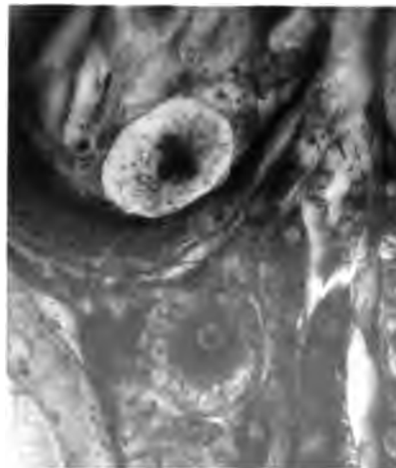


115.





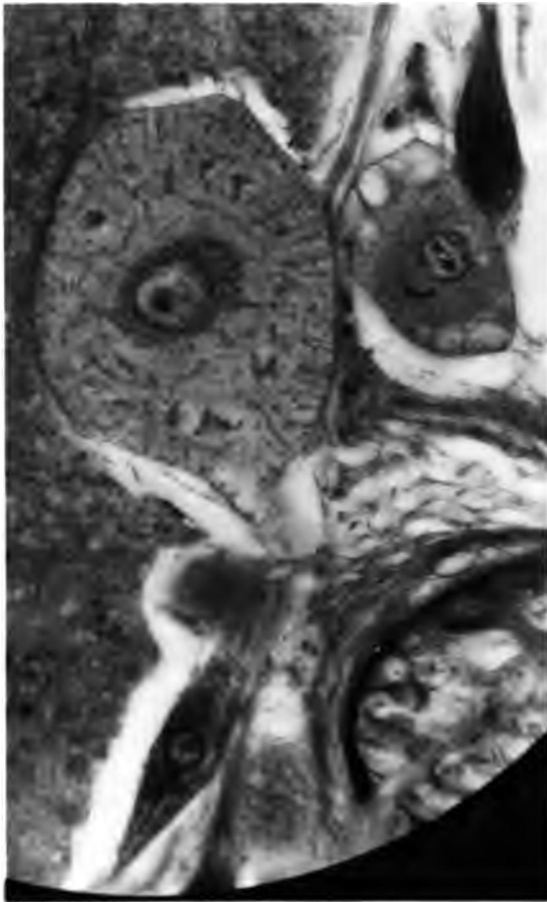
116.



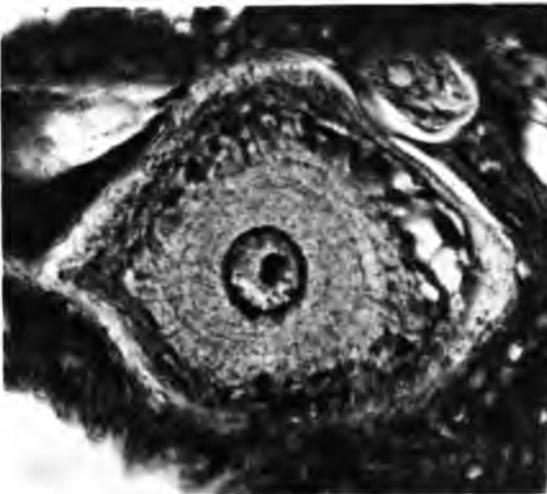
117



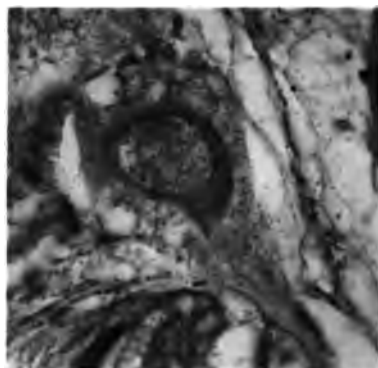
118.


119.

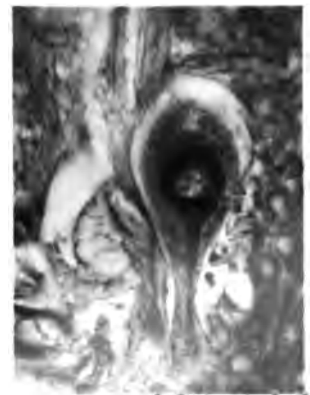

120.


121


122.


123.


124.


125.



v Fischer in Jena.

VII.

Das Knospungsgesetz
und der
Bau der Anhangsgruppen von Physalia.

Von

Privatdozent Dr. O. Steche,
Leipzig.

Mit 10 Textfiguren.

In ihrer Bearbeitung der von der Siboga-Expedition erbeuteten Siphonophoren sprechen Fräulein LENS und VAN RIEMSDIJK ihr Bedauern darüber aus, daß noch kein klares Verständnis des Baues der Anhangsgruppen von Physalia erzielt sei. Auch ihnen selbst sei es nicht möglich gewesen, die Frage zu lösen.

Im Anschluß an eine Untersuchung über die Entstehung der Keimzellen bei den Rhizophysalien habe ich mich vor einigen Jahren eingehend mit dem Studium des gesamten Körperbaues dieser Tiere befaßt und bin bei dieser Gelegenheit auch zu einiger Klarheit über das schwierige Problem des Verhältnisses der einzelnen Stammgruppen zueinander gekommen. Da anderweitige Arbeiten es mir wohl nicht ermöglichen werden, die Untersuchung in weiterem Umfange durchzuführen, so möchte ich wenigstens meine Befunde über diesen speziellen Gegenstand hier mitteilen.

Für meine Untersuchungen stand mir ein ungewöhnlich reiches und wertvolles Material zu Gebote, für dessen Ueberlassung ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat CHUN, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Es bestand neben einzelnen älteren Exemplaren verschiedener Herkunft vor allem aus den Sammlungen von CHIERCHIA von der Expedition der „Vettor Pisani" aus dem Pacific, Indic und Atlantic, sowie aus dem von STUHLMANN in der Nähe von Zanzibar gefischten Material. Beide Kollektionen enthielten Exemplare verschiedenen Alters, besonders zahlreiche Jugendstadien, die mir natürlich vor allen wertvoll waren.

Zunächst einige Bemerkungen über die im folgenden angewandten Bezeichnungen. Bekanntlich unterscheidet sich Physalia von den übrigen Siphonophoren, speziell von der ihr nächstverwandten Rhizophysa dadurch, daß der Stamm extrem verkürzt ist und seine Lage im Wasser geändert hat. Während für gewöhnlich bei den Pneumatophoriden der apikale Pol der Luftflasche den höchsten Punkt des Körpers darstellt, der Primärpolyp am tiefsten im Wasser hängt, liegen hier beide annähernd in derselben horizontalen Ebene am vorderen und hinteren Ende des Körpers. Der Stamm, fast völlig von der Luftflasche ausgefüllt und aufgetrieben, gewinnt eine neue Differenzierung durch das Auftreten eines Kammes an den am höchsten aus dem Wasser aufragenden Teilen.

Ich werde im folgenden stets das den apikalen Luftporus tragende Ende als das vordere bezeichnen, das vom Primärpolypen eingenommene als das hintere, die Kammseite als die dorsale, die ihr entgegengesetzte, ins Wasser eintauchende als die ventrale.

Die Ventralseite von Physalia entspricht nach dieser Definition also nicht der bei den übrigen Siphonophoren meist als ventral bezeichneten Stammregion, von der die Anhänge entspringen.

Von den einzelnen Anhangsgebilden sollen die Geschlechtsträger als Genitalgruppen oder -anlagen bezeichnet werden, die mit Nesselbatterien versehenen Fangorgane als Fangfäden oder Tentakel. Letzterer Ausdruck ist oft in der Siphonophorenliteratur auch für mundlose Tastpolypen angewendet worden, woraus sich schon manchmal Mißverständnisse ergeben haben. Für das allen Fangfäden basal ansitzende ampullenartige Organ übernehme ich die indifferente Bezeichnung Tentakelbläschen. Die zur Nahrungsaufnahme dienenden Individuen sowie die mundlosen tasterartigen Gebilde sollen als Polypen resp. Polypoide bezeichnet werden, da sich eine schärfere Gruppierung unter ihnen nicht durchführen läßt.

Die Systematik der Physalien ist ziemlich verworren; es sind von verschiedenen Autoren eine ganze Anzahl Arten, sogar Gattungen aufgestellt worden, die sich zum Teil sicher auf verschiedene Entwicklungsstadien beziehen lassen. Ich folge in meiner Nomenklatur CHUN[1]), der nur 2 Arten unterscheidet: die indopazifische Ph. utriculus und die atlantische Ph. arethusa, mit der Abweichung, daß ich die atlantische Form nach den von K. C. SCHNEIDER[2]) vorgebrachten Gründen als Ph. physalis bezeichne. Die beiden Arten zusammenzuziehen, wie SCHNEIDER will, ist sicher nicht angebracht, wie sich aus den weiteren Ausführungen ergeben wird.

Ueber die Embryonalentwicklung der Physalien sind wir leider noch immer nicht unterrichtet, da sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach in der Tiefsee abspielt.

Die jüngste Larve ist von HUXLEY[3]) beschrieben worden. Sie gleicht noch sehr dem gewohnten Habitus der Pneumatophoridenlarven, trägt am oberen Pol die Luftflasche mit einem Porus, am entgegengesetzten Ende den Primärpolypen. Zwischen beiden liegt ein schlankeres Stammstück, in dessen Mitte ein einzelner Fangfaden knospt. Etwas ältere Stadien beschreiben außer HUXLEY (a. a. O.) auch HAECKEL[4]) und CHUN[1]). Sie zeigen schon eine größere Zahl von An-

1) CHUN, Zur Morphologie der Siphonophoren. 2. Ueber die postembryonale Entwicklung von Physalia. Zool. Anz., Bd. 10, 1887.

2) SCHNEIDER, K. C., Mitteilungen über Siphonophoren. III. Zool. Anz., Bd. 21, p. 190.

3) HUXLEY, The oceanic Hydrozoa. Ray. Soc. London, 1858.

4) HAECKEL, Challenger Rep. Siphonophorae, 1888.

hängen, die sich um zwei Punkte gruppieren, den Primärpolypen und einen großen, etwa in der Mitte der Seitenwand stehenden Fangfaden. Ob dieser dem bei der jüngsten Larve allein vorhandenen entspricht, ist mir nicht sicher. Ein relativ großer Tentakel steht nämlich im zweiten Stadium auch neben dem Primärpolypen und es entspricht dem gewöhnlichen Entwicklungsgange der Siphonophoren besser, ihn für den zuerst angelegten zu halten, da stets vor Bildung weiterer Stammgruppen die Primärgruppe möglichst vollständig angelegt wird. Außerdem spricht auch ein morphologischer Punkt für diese Auffassung: der spätere Haupttentakel ist ausgezeichnet durch den Besitz eines auffallend großen Tentakelbläschens, dies fehlt aber dem zuerst angelegten Fangfaden nach HUXLEYS Abbildung. Sicher zu entscheiden ist die Frage natürlich nur durch die Beobachtung entsprechender Zwischenstadien, die bisher fehlen.

Nach dem Auftreten des Haupttentakels schlägt die Entwicklung der Anhänge Bahnen ein, die von den sonst bei den Pneumatophoriden üblichen erheblich abweichen. Es entstehen zwei Knospungszentren, eine um den Primärpolypen, die zweite um den Haupttentakel. Die in dieser zweiten Reihe entstehenden Anhänge übertreffen die der ersten bald beträchtlich an Zahl und Größe. Vor allem sind sie dadurch ausgezeichnet, daß nur an ihnen Genitalgruppen entstehen, worauf zuerst CHUN aufmerksam gemacht hat.

Die neuen Anhänge treten zunächst in einer Linie auf, die Apikalpol, Haupttentakel und Primärpolyp verbindet und die sonst bei Siphonophoren als ventral bezeichnete Seite markiert. Sie liegt aber bei Physalia nicht ventral, sondern seitlich, und zwar rechts oder links, ohne spezifischen Unterschied (vgl. CHUN a. a. O.).

HUXLEYS größere Larve zeigt den Primärpolypen mit Fangfaden, noch ohne weitere Knospen. Zu beiden Seiten des Haupttentakels, der ein großes Tentakelbläschen trägt, stehen je 2 Polypen, von denen die dem Haupttentakel benachbarten den entfernteren in der Entwicklung voraus sind. Außerdem übertreffen die vom Hauptfangfaden nach vorn gelegenen je den entsprechenden hinteren an Größe. Schematisch würde sich also folgendes Diagramm ergeben (Textfig. 1). (In diesem wie in den folgenden Diagrammen bedeutet ○ Polyp, ◎ Fangfaden, • Genitalgruppe; die Größe der Symbole entspricht dem Entwicklungszustande der Anhänge).

HAECKELS Abbildung (Textfig. 2) zeigt einen Primärpolypen mit Tentakel, der andere Komplex besteht aus 3 Gruppen, von denen sich jede aus einem Fangfaden mit Tentakelbläschen und einem Freßpolypen zusammensetzt. Der Haupttentakel hätte hier also auch einen zugehörigen Polypen, ein Verhalten, das von den Befunden der anderen Beobachter abweicht.

Die jungen Larven CHIERCHIAS aus dem Pacific stimmen mit HUXLEYS Abbildung gut überein. Wir haben auch hier Primärpolyp mit Tentakel, Hauptfangfaden mit großem Tentakelbläschen und zu dessen beiden Seiten je 2 Polypen, deren Altersfolge dieselbe ist wie bei HUXLEY. Dazu kommt nun noch die Anlage eines zweiten Fangfadens an der vorderen Seite des zweiten vorderen Freß-

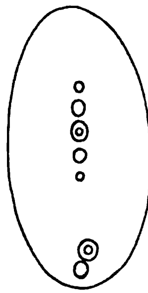


Fig. 1. Aeltere Larve von Ph. utriculus. Nach HUXLEY.

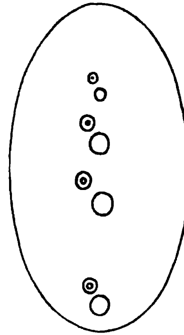


Fig. 2. Larve von Ph. utriculus. Nach HAECKEL.

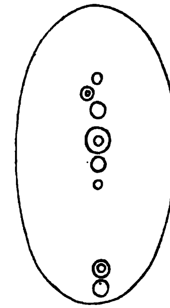


Fig. 3. Junge Larve von Ph. utriculus, Collect. CHIERCHIA.

polypen (Textfig. 3). Diese Knospe steht nicht in derselben Reihe wie die Polypen, sondern ist etwas ventral verschoben.

Etwas ältere Stadien bildet dann HAECKEL ab als besonderes Genus Alophota. Es hat 5 Anhangsgruppen außer der Primärgruppe; jede von ihnen besteht aus Freßpolyp, Fangfaden und Genitalgruppe. Ihre Altersfolge ist unregelmäßig, wie das Diagramm zeigt (Textfig. 4). Auch die Primärgruppe trägt eine Genitalanlage. Dies wäre ein ganz eigenartiges Vorkommnis, da aber im Text nur von einem Tentakel die Rede ist, so glaube ich, daß bei der Abbildung ein Versehen untergelaufen ist. Das ganze Bild weicht überhaupt so von den Entwicklungsstadien, wie ich sie gefunden habe, ab, daß ich es nicht für völlig exakt zu halten vermag.

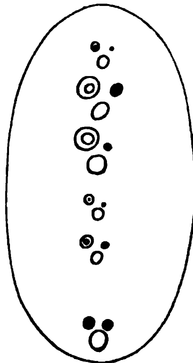


Fig. 4. Genus Alophota Haeckel (ältere Larve von Ph. utriculus).

Die älteren Stadien, die HAECKEL als Genus Arethusa abbildet, lassen keine bestimmte Anordnung mehr erkennen. Von anderen Autoren hat sich niemand mehr eingehend mit dem Aufbau größerer Exemplare beschäftigt außer K. C. SCHNEIDER (a. a. O.). Er untersuchte zwei ganz große Exemplare von Phys. physalis, an denen er trotz einer Anzahl richtiger Beobachtungen nicht mehr volle Klarheit über den verwickelten Bau erlangen konnte. Nach Darlegung meiner Befunde wird sich meine Kritik seiner Auffassung besser geben lassen.

Mir standen in dem Material von CHIERCHIA und STUHLMANN aus dem

Indic und Pacific eine ganze Anzahl verschiedener Stadien von Ph. utriculus zur Verfügung, an denen sich der Entwicklungsgang gut verfolgen ließ. Ich beschreibe zunächst das Wachstum dieser Art.

Bei Physalia utriculus werden mit fast absoluter Regelmäßigkeit außer dem Primärpolypen und seiner Gruppe 5 Gruppen 1. Ordnung angelegt. 4 davon sahen wir schon bei den jungen Larven HUXLEYS und HAECKELS, markiert durch 4 Freßpolypen. Später entsteht nach hinten von Gruppe 4 noch eine 5. Anlage, ebenfalls mit einem Freßpolypen beginnend. Der Haupttentakel befindet sich zwischen Gruppe 2 und 3. Wie die weitere Entwicklung zeigt, ist er als zu Gruppe 2 gehörig aufzufassen.

Die 5 ersten Freßpolypen vervollkommnen sich bald zu Gruppen dadurch, daß neben ihnen je ein Fangfaden und eine Genitalanlage hervorwächst. Dabei eilen wieder die zentralen, dem Haupttentakel benachbarten Polypen 2 und 3 den übrigen voraus und ehe an diesen die Gruppenbildung vollendet ist, sind von 2 und 3 aus schon Anhangsgruppen 2. Ordnung angelegt. Sehr bald holt aber Gruppe 1 diesen Vorsprung ein. Das Diagramm dieses Stadiums, wie ich es in meinem Material zahlreich antraf, gibt Textfig. 5. Es geht daraus deutlich das Verhalten der einzelnen Gruppen hervor. Gruppe 2 und 3 sind ausgezeichnet durch den Besitz einer relativ großen Genitaltraube 1. Ordnung. Bei Gruppe 1 ist diese kleiner, dafür hat diese Gruppe aber die 2. an Zahl der Sekundäranhänge erreicht, manchmal sogar überflügelt. Es macht sich hier schon die Tendenz geltend, die Entwicklung der vorderen Gruppen gegenüber den hinteren zu beschleunigen, die, wie wir sehen werden, bei Physalia physalis einen sehr hohen Grad erreicht.

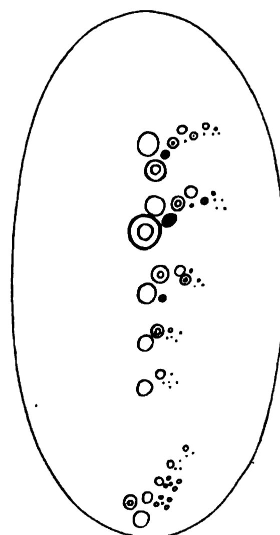


Fig. 5. Junge Ph. utriculus.

Am geringsten ausgebildet ist die 5. Gruppe, entsprechend ihrer späten Anlage. In ihr machen sich auch im Laufe der Entwicklung die größten Unregelmäßigkeiten geltend und gleichaltrige Exemplare weichen in ihrem Bau wesentlich voneinander ab.

Wie schon im Diagramm (Fig. 5) angedeutet, legen sich die Sekundärgruppen nicht zwischen den Primärgruppen an, sondern nach der Ventralseite verschoben, in der Reihenfolge, daß die jüngsten Gruppen am weitesten vom Ausgangspunkt entfernt sind. Je mehr Sekundärgruppen vorhanden sind, desto mehr rollt sich ihre Knospungslinie zu einer Spirale ein, so daß schließlich die jüngsten Anlagen der Gruppe 1. Ordnung wieder ganz nahe rücken (vgl. Fig. 6).

Während dieser Entwicklung beginnt nun schon die Bildung tertiärer Gruppen. Diese entstehen dadurch, daß an einer Stelle der sekundären Gruppenreihe eine Abzweigung sich bildet. Diese besteht selbst wieder in einer Anzahl von Gruppen, die sich nach Alter und Größe an die Sekundärgruppe der Abzweigungsstelle anschließen. Es ist daher oft schwer, zu sagen, welche Reihe die eigentliche Fortsetzung der Sekundärgruppen darstellt und welche die Tertiär-

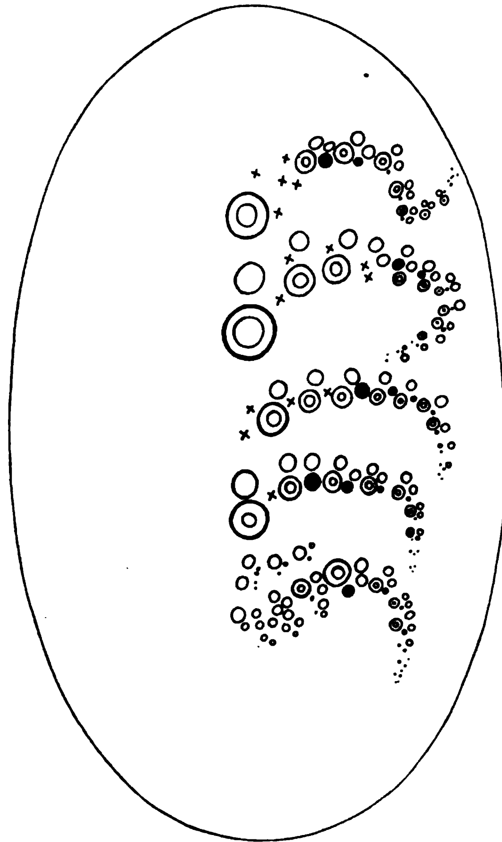


Fig. 6.

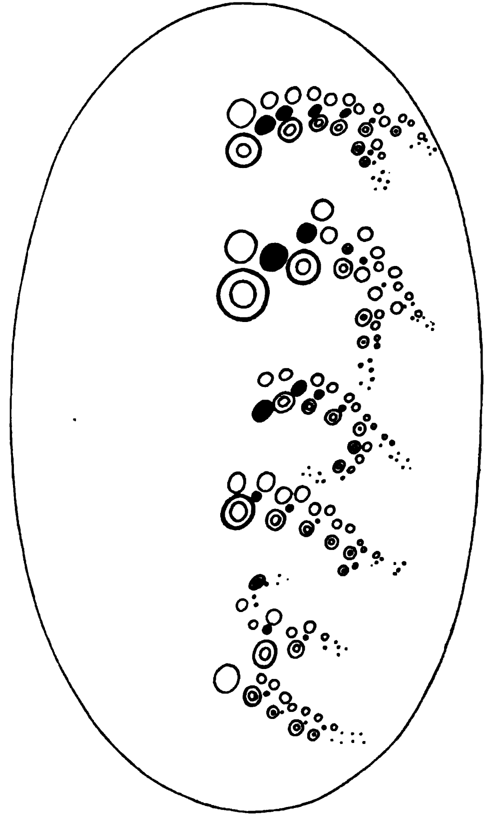


Fig. 7.

Fig. 6. Aeltere Ph. utriculus mit weit entwickelten Gruppen 2. Ordnung und vielen Narben abgeworfener Anhänge.

Fig. 7. Ph. utriculus mit Reihen 3. Ordnung.

gruppen; man könnte vielfach eher von einer Dichotomie reden. Der eine dieser Gabelzweige ist dann für gewöhnlich nach dorsal innen eingerollt, der andere in entgegengesetzter Richtung. In anderen Fällen liegt eine gleichmäßig spiralig eingerollte Gruppenreihe vor, von der mehrere Nebenreihen abgehen. Unter Umständen können auch diese wieder Seitenreihen treiben, die man dann als Gruppen 4. Ordnung bezeichnen muß. Fig. 7 gibt ein Diagramm einer ver-

hältnismäßig noch einfachen Ordnung mit Reihen 3. Ordnung. Fig. 8 zeigt die zweite, vom Haupttentakel ausgehende Gruppenreihe des größten Exemplares von Ph. utriculus aus der Kollektion STUHLMANN von der Küste bei Zanzibar. Dies Exemplar erreichte die höchste Komplikation unter den von mir untersuchten zahlreichen Ph. utriculus. Es braucht die Ueppigkeit der Verzweigung nicht immer mit der absoluten Größe des Tieres parallel zu gehen.

Durch das enge Zusammendrängen der vielen ungleichaltrigen Gruppen entsteht schon auf diesem Stadium ein ungemein verworrenes Bild, das aufzuklären nur mit Hilfe der Jugendstadien möglich ist. Vor allem erschwert wird das Verständnis dadurch, daß die gleichaltrigen Gruppen durchaus nicht gleichmäßig entwickelt zu sein brauchen. Es können beispielsweise, was sehr häufig ist, in der inneren, spiralig eingerollten Sekundärreihe die Fangfäden klein sein und dafür die Genitaltrauben relativ mächtig entwickelt, während in den Tertiärreihen das umgekehrte Verhältnis herrscht. Ebenso können die zugehörigen Polypen manchmal klein, in anderen Fällen riesenhaft entwickelt sein. Dazu kommt, daß nicht in allen Fällen alle gewohnten Bestandteile einer Gruppe aufzufinden sind. Aus zwei Gründen. Entweder sind einzelne Individuen abgeworfen worden. Das kommt sehr häufig vor und betrifft besonders die ältesten Gruppen. Von ihnen existiert oft nur noch der Fangfaden und neben ihm erkennt man dann deutlich zwei Narben, die Reste der zugehörigen Genitalgruppe und des Polypen (vgl. Fig. 8). Diese Stümpfe sind stets deutlich zu erkennen und lassen keinen Zweifel über ihre Bedeutung zu. Da wir über das Schicksal der Keimträger von Physalia noch immer nichts Sicheres wissen, so ist der Nachweis — der übrigens auch schon von SCHNEIDER erbracht ist — daß die alten Genitaltrauben in toto abgeworfen werden können, von einer gewissen Bedeutung. Interessanterweise fehlen aber gerade an den ältesten Gruppen oft die Stümpfe der Genitaltrauben. Es läßt sich dies nicht anders auffassen, als daß in manchen Fällen an den ersten Gruppen überhaupt keine Genitalanlagen zur Ausbildung gelangen. Ich habe in vielen Fällen an den großen Exemplaren die ersten 1—2 Gruppen der Sekundärreihen nur aus wohlentwickeltem Tentakel und Polypen zusammengesetzt gefunden und erst die nächste trug dann eine mächtige Genitalgruppe.

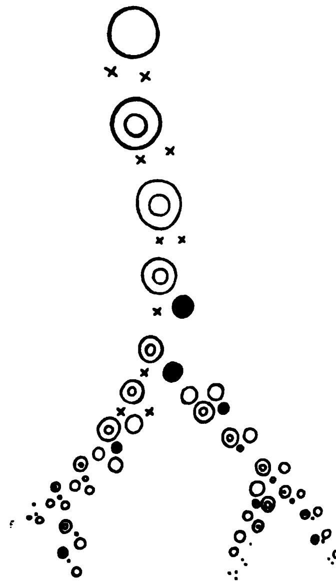


Fig. 8. 2. Gruppenreihe des größten Exemplars von Ph. utriculus der Collect. STUHLMANN.

Oft sind andererseits auch überzählige Bildungen zu beobachten. Es finden

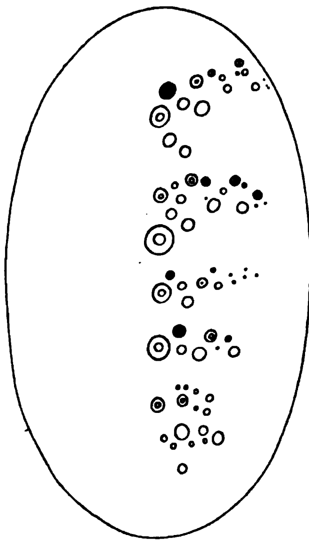
sich Gruppen, die zwei große Polypen anstatt eines enthalten. Häufig hat hier die Sekundärreihe je zwei, die Tertiärreihen dafür nur einen Polypen. Erschwert wird das Verständnis dieser Erscheinung durch die Beziehung der Polypen zu den Genitalgruppen. An den jungen Exemplaren hat in den meisten Fällen die Genitalanlage eine halbkugelige Form. Sie sitzt mit breiter Basis der Blasenwand auf, zeigt schon wohlentwickelte Gonophoren und an der Spitze jedes Zweiges zwei kurze Polypoide, die nur wenig über die Oberfläche vorragen. Bei den größeren Exemplaren kommt neben Anlagen dieser Gestalt auch ein ganz anderer Typus vor. Hier scheint die ganze Anlage aus mehreren auf den ersten Blick leicht zu trennenden Lappen zusammengesetzt und jeder Lappen sitzt einem mächtigen Polypen an. Diese Polypen einer Art sind unter sich von abnehmender Größe, aber auch die kleineren übertreffen die zu ihnen gehörigen Genitallappen um ein Vielfaches an Länge. Man gewinnt den Eindruck, als ob die einzelnen Lappen aus dem Basalstück der Spitzenpolypen herausgewachsen seien. Diese Spitzenpolypen unterscheiden sich — im Gegensatz zu den sonstigen Genitaltastern — in nichts von normalen Freßpolypen; eine scharfe Scheidung dieser beiden Typen ist also nicht durchführbar.

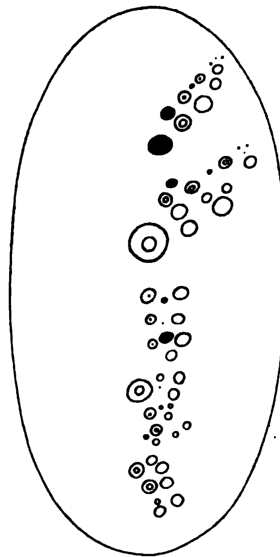
Es ergibt sich aus dieser Schilderung, daß allen Anhängen eine weitgehende Variabilität in Zeit und Art der Ausbildung zukommt, die die Uebersicht sehr erschwert. Daneben finden sich nun endlich noch völlige Unregelmäßigkeiten, so entstehen manchmal zwischen den Hauptgruppen meist dorsal gerichtete eingeschaltete Komplexe von Freßpolypen, sehr selten mit Fangfäden. Besonders groß ist diese Neigung zu Unregelmäßigkeiten in der fünften, dem Primärpolypen zugekehrten Gruppe. Sie entwickelt sich stets später, ihre Fangfäden erreichen eine geringere Länge und ihre Genitaltrauben bleiben kleiner. Dafür enthält sie bei großen Exemplaren stets eine Menge überzähliger Freßpolypen ohne gesetzmäßige Anordnung.

In dem so entstandenen Wirrwar wäre die Orientierung noch viel mehr erschwert, wenn nicht die einzelnen Hauptgruppen je einen gemeinsamen Stiel ausbildeten. Der Stiel des Haupttentakels jeder Gruppe wird sehr groß und seine Stützlamelle nimmt eine knorpelharte Beschaffenheit an. Auf ihn rücken dann die Sekundärgruppen herauf und bilden mit den gleichfalls verknorpelnden Basen ihrer Tentakel eine halbmondförmige Spange, die sich von der Blasenwand abheben läßt und mit der Knospungszone der Sekundärreihe endigt. Der Stiel des Haupttentakels der ganzen Physalia gewinnt eine ganz besondere Ausdehnung. Auf ihn rückt außer der zugehörigen Gruppe 2 auch Gruppe 1 herauf, so daß an dieser Stelle ein zipfelartiger Knorpelvorsprung entsteht, der der ganzen Kolonie, von oben gesehen, die bekannte dreieckige Form verleiht.

Bei Physalia physalis, der atlantischen Form, ist die Aufstellung von Gesetz-

mäßigkeiten sehr viel schwieriger. Schon die jüngsten Stadien zeigen einen ganz unregelmäßigen Bau. Von den vier von mir untersuchten Jugendformen, die im Alter etwa den jüngsten meiner utriculus-Kolonien entsprechen, gebe ich zwei im Diagramm wieder (Fig. 9 und 10). Es spricht sich darin noch deutlich eine Zusammensetzung aus fünf Gruppen aus, deren relativer Umfang dem bei utriculus entspricht. Auch hier ist ein typischer Haupttentakel vorhanden, von dem die zweite Gruppe ausgeht. Die erste Gruppe erreicht die zweite an Zahl der Glieder, die dritte bis fünfte stehen wesentlich zurück; die schon bei Ph. utriculus bemerkbare Tendenz, die ersten Gruppen in der Entwicklung zu bevorzugen, hat sich also noch verstärkt.


Fig. 9. Junge Ph. physalis.


Fig. 10. Junge Ph. physalis.

Innerhalb der Sekundärgruppen fehlt jedoch eine Regelmäßigkeit fast völlig. Eine Zusammenordnung von Polyp, Fangfaden und Genitalgruppe ist durchaus nicht immer festzustellen, besonders sind eine größere Menge überzähliger Polypen vorhanden In beiden Fällen übertrifft die älteste Genitalanlage der ersten Gruppe alle übrigen an Größe, bei dem einen Objekt sehr beträchtlich, wieder ein Anzeichen für die Bevorzugung des Vorderendes im Wachstum. Während bei Ph. utriculus die einzelnen Anlagen stets gesondert von der Blasenwand entspringen, hat man hier oft den Eindruck, daß die jüngeren Gruppen vom Stiel der älteren sich entwickeln; der Prozeß der Zusammendrängung zu einem einzigen Stiel setzt also hier viel früher ein.

Während Ph. utriculus stets eine bescheidene Größe behält, erreicht die atlantische Form, wie bekannt, einen sehr stattlichen Umfang. Es standen mir

neben zahlreichen Mittelformen zwei sehr große Exemplare zur Verfügung, auf deren Untersuchung ich besondere Sorgfalt verwendet habe. Trotzdem ist es mir nicht gelungen, in dem Chaos ihrer Anhänge eine klare, bei ins einzelne gehende Gesetzmäßigkeit zu entdecken, was ja auch nach den eben geschilderten Jugendformen nicht zu erwarten war. Erkennen ließ sich wie bei utriculus eine Zusammensetzung aus Gruppen 1.—4. Ordnung. Während aber selbst bei dem größten pazifischen Exemplar an der Fünfzahl der Gruppen 1. Ordnung festgehalten ist, steigert sich deren Zahl bei den atlantischen durch Zuwachs am hinteren, dem Primärpolypen zugekehrten Ende. Bei der größten Ph. physatis betrug sie wahrscheinlich acht, doch machte die Abgrenzung große Schwierigkeiten, da eine große Zahl eingeschobener Gruppen vorhanden war. Die beiden Gruppenreihen verhalten sich ähnlich wie bei utriculus, nur ist die Unterscheidung sekundärer und tertiärer Reihen noch schwerer, oft ganz unmöglich. Ohne Gesetzmäßigkeit, früher oder später nach dem Abgang von der Gruppe 1. Ordnung, treten Gabelungen auf, deren Zweige sich dann wieder teilen können. Auf diese Art kommt eine große Zahl von Einzelreihen zustande, die meist spiralig eingerollt sind und über deren Stellung zueinander sich kaum etwas Sicheres sagen läßt. Diese Einzelreihen können wieder verschieden ausgebildet sein, manche zeigen nur große Fangfäden und Polypen und keine oder ganz junge Genitalanlagen, bei anderen sind umgekehrt gerade diese stark entwickelt. Sehr häufig findet sich ein eigenartiges Verhalten der Genitalanlagen. Sie entstehen nicht frei, sondern am Stiel eines Fangfadens. An diesem Stiel, unterhalb des stets sehr deutlich ausgebildeten Tentakelbläschens, entwickelt sich zunächst ein großer Polyp. An dessen Basis und zwar vorzugsweise in dem Winkel zwischen Polyp und Fangfaden, entstehen dann die einzelnen Lappen der Genitalanlage, deren jeder wieder in einen relativ sehr großen Polypen ausläuft. Man hat daher bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck einer einfachen Gruppe von Polypen und entdeckt erst, wenn man sie auseinander biegt, an ihrer Wurzel die nierenförmigen, gelappten Keimlager. Diese Bildung weicht sehr auffallend von der gewöhnlichen ab und beweist, daß in der zeitlichen Reihenfolge der Gruppenglieder eine weitgehende Unabhängigkeit besteht, denn Tentakel und Polyp waren sicher schon lange in Funktion, ehe die Genitalanlage hervortrat. Der große Polyp ist ein typischer Freßpolyp, der keine Spuren einer speziellen Anpassung oder Rückbildung zeigt, wie sonst die Spitzenpolypen der Genitalanlage.

Ganz außerordentlich häufig findet man bei diesen großen Exemplaren Narben von abgeworfenen Anhängen, und zwar von allen 3 Sorten. Manchmal trägt eine ganze Gruppenreihe gesetzmäßig die Narben der abgeworfenen Freßpolypen, bis auf die jungen Anlagen, an denen sie noch in der Ausbildung

sind. Die Stümpfe können mehr oder weniger weit vorspringen und sind meist von einer strahligen Schrumpfungsfigur der Stützsubstanz umgeben.

Ein sehr auffälliger, aber kaum anzuzweifelnder Befund ist ebenfalls bei diesen großen alten Exemplaren zu erheben, nämlich Regeneration von Fangfäden und Genitalanlagen. Ich habe mehrfach Gruppen gefunden, bei denen auf einem mächtigen Knorpelstumpf ein junger, breiter aber kurzer Tentakel mit kleinem Tentakelbläschen saß, dessen Wurzel durch eine deutliche Einschnürung vom Stumpf getrennt war. In einem Falle fand sich, an diesem Stumpf ansitzend, ein dicker verknorpelter Stiel und auf ihm die Lappen einer noch ganz unentwickelten Genitalanlage ohne große Polypen.

Diese Darstellung der Entstehung und Anordnung der Anhangsgruppen bei Physalia steht in mehreren Punkten im Gegensatz zu den Angaben K. C. SCHNEIDERs, weshalb ich etwas spezieller auf dessen Beschreibung eingehen möchte. SCHNEIDER hat nur zwei erwachsene Exemplare von Ph. physalis untersucht und deren Verhältnisse in vieler Hinsicht richtig erkannt. Die Folgerungen aber, die er für die Entstehung dieser Bilder zieht, sind nicht frei von Irrtümern:

1) meint SCHNEIDER (l. c. p. 186): „Die genaue Untersuchung der Anhangsgruppen bei Physalia ergibt als ursprüngliches Verhalten die Anlage eines Polypen, eines Fangfadens und einer Genitalgruppe . . . an einem gemeinsamen Stiel." Das trifft durchaus nicht zu, vielmehr entstehen die Anhänge getrennt an der Blasenwand und die Vereinigung auf einem Stiel ist ein sekundärer Prozeß.

2) SCHNEIDERs Hypothese, das Tentakelbläschen entspreche dem Basalabschnitt der zugehörigen Polypen, der sich „wahrscheinlich, um dem Fangfaden größeren Spielraum zu gewähren", vom übrigen Polypenkörper abgetrennt habe, findet in meinen Untersuchungen keine Stütze. Auch auf Schnittserien durch Jugendstadien ließ sich keine Beziehung dieser Art zwischen Polyp und Tentakel erkennen.

3) SCHNEIDERs Darstellung des Baues einer Genitalgruppe trifft nur auf die abweichenden Verhältnisse der erwachsenen Ph. physalis zu, auch da nicht vollständig (z. B. der ziemlich gleichzeitige Zerfall in 5 Unterzweige).

4) Die Angabe (p. 187), daß „die Entwicklungsstufe der Genitalgruppen von der Mitte der Gruppe (= Gruppenreihe) proximalwärts wieder abnimmt", trifft wenigstens für meine Exemplare niemals zu. Vielleicht hat SCHNEIDER an den ältesten Gruppen bereits regenerierende Genitalanlagen vor sich gehabt oder ein sehr altes Exemplar, bei dem endlich auch an einigen Stellen, wo zuerst die Bildung von Genitalanlagen unterblieben war, wie ich es oben beschrieben habe, solche aufgetreten sind. Offenbar hat SCHNEIDER sehr alte Exemplare unter-

sucht, dafür sprechen verschiedene Angaben. Einmal zählt er (exkl. Primärgruppe) 10 Anhangsgruppen (I. Ordnung) während mein größtes nur 8 zeigt. Ferner hat er Regeneration (nur von Polypen?) beobachtet. Drittens kommen opponierte Genitalanlagen, wie er sie (p. 188) beschreibt, an meinen Exemplaren nicht vor.

5) SCHNEIDERS Auffassung, es lege sich, nach den embryologischen Befunden an der Larve, nach Ausbildung der Primärpolypen, die zeitlich zweite Gruppe vorn an der Knospungslinie an, die dritte aber hinten neben der ersten, ist irrtümlich. Wie SCHNEIDER sie aus den vorhandenen Literaturangaben hat konstruieren können, ist mir nicht recht erfindlich.

6) Die Ansicht, daß die pazifische Ph. utriculus nur eine schwächer entwickelte Ph. physalis sei, wird durch meine Befunde widerlegt. Da schon die Jugendstadien beider Formen sich in der Ausbildung der Anhänge deutlich unterscheiden, so ist ihre Trennung durchaus gerechtfertigt. Von ihnen ist Ph. utriculus mit ihrer deutlich gesetzmäßigen Gruppierung die einfachere, wenn man will, phylogenetisch ältere, Ph. physalis die kompliziertere, abgeleitete Form.

Die Gesetze für die Entwicklung der Anhangsgruppen bei den Siphonophoren sind an einer größeren Zahl von Formen gut erforscht. Es hat sich als wichtigstes Prinzip ergeben, daß sich am oberen Ende des Stammes unter den Schwimmglocken resp. der Luftflasche eine Knospungszone befindet. Dort entstehen aus undifferenziertem lebhaft wucherndem Material in gesetzmäßiger Folge Anhangsgebilde, die mit der Verlängerung des Stammes nach hinten verschoben werden. Es resultiert daraus, daß wir stets am Ende des Stammes den ältesten Polypen, den Primärpolypen der Larve, finden. Auf ihn folgen nach vorn zu immer jüngere Individuen resp. Gruppen von solchen bis zur Knospungszone. Die ältesten Gruppen sind meist am größten, in manchen Fällen bleiben sie kleiner und zeigen larvale Charaktere als Merkmal ihrer frühen Entstehung. Bei vielen Formen werden bekanntlich die Anhangsgruppen nach Erreichung eines bestimmten Entwicklungsstadiums frei (Eudoxien); die Vermehrung in der Knospungszone geht in diesem Falle scheinbar unbegrenzt weiter, während sich die Kolonie entsprechend hinten fortgesetzt verkürzt. In anderen Fällen, z. B. bei den Physalia nächstverwandten Rhizophysaarten, wächst der Stamm, dessen Anhangsgruppen alle fest bleiben, bis zur Länge von mehreren Metern heran. Auch bei Formen wie Physophora, bei der der Stamm stark verkürzt und spiralig unter der Luftflasche aufgerollt ist, herrscht dasselbe Knospungsgesetz, dieselbe Altersfolge der Gruppen, nur daß sie hier sehr eng gedrängt sind.

Bei Physalia hat sich eine durchgreifende Aenderung vollzogen. Der Stamm, von der enormen Luftflasche aufgebläht, nimmt im postembryonalen Leben nicht wesentlich mehr an Länge zu. Es gibt keinen freien, lang ins Wasser herabhängenden kontraktilen Stamm, sondern sein durch den Primärpolypen bezeichnetes

Ende bleibt stets am hinteren Pol der Luftflasche fixiert. Infolgedessen ist ein allmähliches Weiterschieben der am Vorderende gebildeten Knospen ausgeschlossen. Wir finden dementsprechend bei den Physalien überhaupt keine Knospungszone mehr am Vorderende. Vielleicht wird sich später zeigen, daß bei den jüngsten Larven etwas Derartiges existiert; bei den von mir untersuchten Exemplaren war jedenfalls nichts mehr davon zu bemerken, auch auf Längsschnitten durch die gesamte Stammzone. Als Rest der sonst durch allmähliche Knospung entstehenden Stammgruppen sind jedenfalls die 5 Gruppen 1. Ordnung anzunehmen, die in einer Linie hintereinander am Stamm sich anlegen. Die Reihenfolge ist aber nicht die zu erwartende, daß die älteste Gruppe dem Primärpolypen benachbart, die jüngte am Vorderende gelegen ist, vielmehr bildet sich, wie oben dargelegt, zuerst in der Mitte der Haupttentakel und davon nach vorn und hinten annähernd gleichzeitig die Gruppen 2 und 3, dann 1 und 4 und zuletzt erst, am nächsten am Primärpolypen, Gruppe 5. Dies beweist, daß schon frühzeitig Keimmaterial über die ganze Stammzone verteilt sein muß, das nacheinander aktiviert wird.

Jede dieser Gruppen wird nun ihrerseits zu einer Keimzone dadurch, daß sich von ihr aus die sekundären Gruppen anlegen. Dabei hat aber die Knospungszone eine gerade umgekehrte Lage wie sonst bei den Siphonophoren. Sie nimmt nämlich stets das distale Ende der Reihe ein, wird also während der Entwicklung immer mehr von der Stammwand weggeschoben. Sie gleicht dem Vegetationspunkt eines Pflanzensprosses, der auch unter steter Bildung von Anhängen weitergeschoben wird. Wie dieser, so vermag sich auch die Keimzone der Physalien zu teilen und Seitensprosse, die Reihen 3. und 4. Ordnung, auszusenden. Es hat sich also hier in Anpassung an die ganz eigenartigen Raumverhältnisse eine völlig neue Wachstumsordnung hergestellt. Eine Anbahnung ähnlicher Verhältnisse kann man wohl in jenen merkwürdigen Rhizophysaformen sehen, die HAECKEL als Genus Salacia abgetrennt hat. Bei ihnen hat der Stamm den gewöhnlichen Rhizophysatypus, ein langes dünnes Rohr, an dem in gesetzmäßigen Abständen Anhangsgruppen aufgereiht sind. Diese bestehen aber nicht wie sonst nur aus je einem Fangfaden, Polyp und Genitalanlage, sondern es ist stets ein ganzes Büschel solcher Gruppen vereinigt. Aus HAECKELs Abbildungen kann man über die Ausbildung und Reihenfolge der Einzelgruppen in jedem Bündel nichts Bestimmtes entnehmen, es ist aber wohl kaum eine andere Vorstellung möglich, als daß sie nacheinander von einer Keimzone in jedem Bündel sich bilden. Denken wir uns den Stamm verkürzt und durch die Luftflasche fixiert, so würde sich eine große Aehnlichkeit mit Physalia ergeben.

Die unregelmäßig verstreuten Gruppen bei Physalia physalis machen zu ihrer Erklärung natürlich eine noch kompliziertere Verteilung von Keimmaterial

nötig. Wie diese im einzelnen erfolgt, ist nicht zu übersehen und wohl auch keinen festen Regeln unterworfen.

In gleicher Weise, wie die Architektonik des Gesamtstockes, ist nun auch der Aufbau der Einzelgruppen tiefgreifenden Veränderungen unterworfen. Es gilt unter den Siphonophoren als Regel, daß jede Einzelgruppe eine ganz bestimmte Zusammensetzung hat. Sie besteht stets aus Freßpolyp mit Fangfaden und Geschlechtsanlage, wozu unter Umständen noch spezielle Bewegungs- und Schutzapparate (Schwimmglocken und Deckstücke) treten können. Die Reihenfolge der Ausbildung der Einzelelemente ist ebenfalls genau festgestellt. Bei der Physalia verwandten Rhizophora beispielsweise ist das Verhältnis so, daß zunächst sich ein Polyp differenziert. Dieser trägt an seiner Basis einen Fangfaden und getrennt von beiden in einigem Abstand entwickelt sich zuletzt die Genitaltraube. Gewisse Unregelmäßigkeiten können allerdings auch hier vorkommen, indem sich mehrere Genitaltrauben im Zwischenraum zwischen zwei Polypen anlegen, doch sind das immer Ausnahmefälle.

Bei Physalia gilt das Gesetz der gleichmäßigen Zusammensetzung aller Anhangsgruppen durchaus nicht. So erreichen z. B. die Gruppen, die in der Umgebung der Primärpolypen entstehen, nie ihre volle Ausbildung, da ihnen Genitalanlagen fehlen. Aber auch die übrigen Gruppen können unvollständig bleiben. So erhält der Haupttentakel scheinbar nicht immer einen zugeordneten Freßpolypen. Ferner erwähnte ich oben, den häufig an den älteren Gruppen der Sekundärreihen keine Genitalgruppen zur Ausbildung gelangen. Die besonders bei Ph. physalis häufig eingestreuten Schaltgruppen erhalten gar keine oder sehr vereinzelte Genitalgruppen. Andererseits kann sich, wie gezeigt, zu dem normalen Bestande einer Gruppe ein überzähliger Freßpolyp gesellen.

Die Stellung der einzelnen Anhänge zueinander in der Gruppe ist ebenfalls wechselnd. Während sie bei den jüngeren Exemplaren sich getrennt aus der Stammeswand entwickeln, entsteht später häufig Polyp und Genitalanlage aus der Basis eines Tentakels. Bei großen Physalien sind sogar die ganzen Gruppenreihen von der Wand der Blase abgedrängt, so daß man den Eindruck gewinnt, es entständen die jüngeren Gruppen aus dem Fuße der älteren. Bei Ph. physalis beginnt dies Verhalten früher als bei der pacifischen Form und führt viel weiter.

Ganz besonders modifiziert ist endlich der Entwicklungsrhythmus der Einzelanhänge. Im allgemeinen gilt, daß, wie bei Rhizophysa, zuerst der Polyp, dann der Fangfaden und endlich die Genitalanlage sich differenziert. Bei der Hauptgruppe 2 entsteht aber, wie schon erwähnt, stets zuerst der Tentakel und erst viel später, wenn überhaupt, die zugehörigen beiden anderen Teile. Auch in

den Gruppen 2.—4. Ordnung kann die Entwicklung von Fangfäden und Genitalanlagen in wechselnder Reihenfolge vor sich gehen.

Eine ganz spezifische Eigentümlichkeit von Physalia ist die Fähigkeit, verlorene Anhänge zu regenerieren. Mir ist sonst von Siphonophoren nichts Derartiges bekannt. Eine Nötigung zur Regeneration besteht ja im allgemeinen auch nicht, da von der Knospungszone aus stets gleichwertige Anhänge erzeugt werden zum Ersatz der verbrauchten älteren. Auffallenderweise habe ich Erscheinungen, die sich nur als Regeneration auffassen ließen, ausschließlich bei älteren Exemplaren beobachtet und auch dort nur als Seltenheit, während doch im allgemeinen Regenerationsfähigkeit gerade jugendlichen Individuen in erhöhtem Maße zukommt. Zur Klärung der Verhältnisse können nur gründliche histologische Untersuchungen führen.

Alle diese weitgehenden Veränderungen im Bau des Physalienstockes lassen sich biologisch begreifen als Anpassungen an einen einzigen Faktor, die durch die Vergrößerung der Luftflasche bedingte Veränderung in Form und Lage des Stammes. Durch das Eindringen der Luftflasche in den vorderen Stammabschnitt und ihre enorme Vergrößerung, die zum Auftauchen aus dem Wasser führte, wurde eine Verlagerung des Schwerpunktes vom Ende gegen die Mitte des Stammes herbeigeführt. Diese ließ sich in geeigneter Weise nur aufrecht erhalten, wenn nicht am Hinterende ein langer Schwanz von Anhangsgruppen nachgeschleppt werden mußte. Daher die Verkürzung des Stammes und das Aufgeben der gewohnten Knospungszone.

In welcher Weise diese mechanischen Faktoren die Beseitigung der alten Knospungszone und die Entstehung des merkwürdigen Haupttentakels als Zentrum der Weiterentwicklung zuwege brachten, entzieht sich natürlich vollkommen unserer Erkenntnis, besonders da wir die ersten Entwicklungsstadien noch nicht kennen.

Die so entstandene Verkürzung des Stammes mußte naturgemäß dazu führen, durch Bildung oder Verstärkung eingeschobener Knospungsbezirke den vorhandenen Raum auszunutzen. Eine Möglichkeit dazu wird uns durch die Salacia-Formen angedeutet. Daß innerhalb des so entstandenen dichten Gedränges sich, vor allem wohl durch Ernährungsunterschiede bedingt, allerlei Differenzierungen herausbilden mußten, die im allgemeinen darauf hinauslaufen, das Vorderende stärker zu entwickeln, die Anhänge der hinteren Gruppen verkümmern zu lassen, ist im Prinzip leicht verständlich.

Der Platzmangel führt wohl auch zum Auftreten der seltsamen Regenerationserscheinungen. Ob sie so ohne weiteres mit der gewohnten Regeneration in eine Linie zu stellen sind, scheint mir, vor allem wegen der ganz ungewöhnlichen Beschränkung der Regeneration auf alte Exemplare, recht zweifelhaft.

Vielleicht handelt es sich nur um die späte Aktivierung von embryonalem Material an Stellen, die durch den frühen Verlust ihrer Anhänge verfügbar wurden.

Der Bau der Physalien ist, wie vorstehende Ausführungen hoffentlich gezeigt haben, auch in seinen Einzelheiten unserem Verständnis zugänglich. Extreme Anpassung hat von der typischen Siphonophorenorganisation einzelne Züge enorm gesteigert, andere modifiziert, andere zum Verschwinden gebracht. Daß bei dem labilen Aufbau dieser Cölenteratenkolonièn dadurch sehr aberrante Formen entstehen mußten, kann nicht wundernehmen. Um so mehr ist es zu bedauern, daß uns für die kausale Erforschung der hier sich abspielenden Vorgänge einstweilen keine Handhabe geboten wird.

VIII.

Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. IV.

Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes.

II. Teil.

Von

Dr. Harry Marcus,
Privatdozent und Assistent an der Anatomie München.

Mit Tafel 24 und 25 und 39 Textfiguren.

Einleitung.

Mit dieser Arbeit ist der erste Teil der Entwicklungsgeschichte des Gymnophionenkopfes nicht abgeschlossen. Im Laufe der Untersuchung erhoben sich immer neue Schwierigkeiten, zu deren Beseitigung weitere Untersuchungen auf breiterer Basis erforderlich wurden. So mußte eingehender, als ursprünglich beabsichtigt, auf den Sympathicus eingegangen werden, um dieses System von den Gehirnnerven trennen zu können.

Besonders aber für die Gefäßsysteme erwiesen sich vergleichende Untersuchungen unabweisbar, denn einerseits konnte zwischen Venen und Arterien und andererseits zwischen dem Blut- und Lymphsystem zum Teil keine Grenze gezogen werden. Da nun diese Verhältnisse von großer theoretischer Bedeutung sein können und als Bestätigung meiner früher ausgesprochenen Ansicht über die Bedeutung und Entwicklung des Lymphsystems dienen können, möchte ich diese Tatsachen entsprechend ausnützen können, was ich aber nicht ohne die Ueberzeugung allgemeiner Gültigkeit tun möchte. Da diese Untersuchungen an anderen Tierklassen noch nicht abgeschlossen werden konnten, halte ich mit der Publikation meiner Befunde bei Gymnophionen noch zurück, bis auf einige Bemerkungen über den Sinus cephalicus. Dies kann ich um so eher verantworten, als für das Kopfproblem kein irgendwie wesentliches Moment aus der Kenntnis der Gefäße mir ableitbar erscheint. Manche Probleme im Kopfe, wie z. B. die Mundfrage, wurden gar nicht angeschnitten.

Ebenfalls unberücksichtigt bleibt die Entwicklungsgeschichte des Schädels von der PETERS Untersuchungen bei einer verwandten Form vorliegen. Daher konnten die Nerven nicht bis zum definitiven Zustand beschrieben werden. Auf die Hirnentwicklung näher einzugehen, fand ich keine Notwendigkeit, da die Probleme dieser Arbeit auf ganz anderem Gebiete liegen und ich die Arbeit abschließen mußte, wollte ich nicht Gefahr laufen, unter der Schar dankbarer Schüler zu fehlen, die ihrem Lehrer und väterlichen Freund R. HERTWIG eine Festgabe darbieten.

Spezieller Teil.

Occipitale Nerven.

Bei der Schilderung der spino-occipitalen Nerven müssen wir von einem Stadium ausgehen, bei dem durch das Atlanto-Occipitalgelenk der Kopf vom Rumpf deutlich abgegrenzt ist. Bekanntlich ist der Amphibienschädel protometamer, d. h. es werden keine Wirbelbogen sekundär in den Schädel hineinbezogen. Es existieren demgemäß auch bei Hypogeophis keine occipito-spinalen Nerven.

Dagegen sind occipitale Nerven vorhanden. Ihre Anzahl ist von Wichtigkeit zur Entscheidung der Frage, ob der Occipitalbogen ein einzelnes Segment darstellt oder ein Multiplum.

Ferner führt die Kenntnis der Nerven dieser Region zur Beantwortung der Frage nach der Wertigkeit des Atlas.

Wir beginnen mit der Schilderung eines Embryo vom Stadium 45, bei dem also die Streckung des Kopfes und die Knochenbildung schon eingesetzt hat. Doch sind die Kiemen bei diesem Stadium auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung und eine beträchtliche Dottermasse ist noch vorhanden.

Auf einem paramedianen Längsschnitt (Fig. A 1) erblicken wir die segmentalen, ventral vom Rückenmark austretenden Wurzeln. Knochen und Knorpel sind in der Zeichnung unterschiedslos schwarz dargestellt. Die vorderste ventrale Wurzel (mit *z* bezeichnet) befindet sich gerade an der Stelle, wo eine Umknickung des Nervenrohres stattfindet. Das schräg nach hinten und aufwärts steigende Hinterhirn geht hier in das horizontal liegende Rückenmark über.

Auf der gleichen Höhe wie der Austritt der ventralen Wurzel *z* befindet sich der Spalt des Atlanto-Occipitalgelenk, was auf der Zeichnung leicht erkennbar ist; ebenso daß der occipitale Nerv *z* sich kranialwärts an die Innenseite des Occipitale hinzieht.

Leichter als dieser immerhin schwache Nerv ist der nächstfolgende Spinalis 1 zu verfolgen und man erkennt, daß er den Atlas durchsetzt, was man auf Fig. A 2 sieht, die einen Schnitt 90 μ seitlich von Fig 1 darstellt. Hier sehen wir, daß die zweite Wurzel von Fig. A 1 sich innerhalb des Atlas befindet, den sie darauf durchsetzt. Da dieser Nerv der 1. Spinalnerv ist, müssen wir die davor gelegene ventrale Wurzel nach FÜRBRINGERs Nomenklatur als occipitalen Nerv *z* bezeichnen.

Der Spinalis 1 besitzt bei Hypogeophis in Uebereinstimmung mit den Angaben FÜRBRINGERs für Gymnophionen keine dorsale Wurzel. Bei Amphiuma,

Proteus, Ellipsoglossa naevia, Cryptobranchus, Menobranchus sowie den aglossen Anuren fehlt ebenfalls diesem Nerven ein Spinalganglion. Auch im Embryonalleben konnte ich eine solche bei Hypogeophis nicht beobachten und so sehen wir auch in Fig. A 2 keine Spur davon, während bei den folgenden vier Spinalnerven je eine dorsale und eine ventrale Wurzel angeschnitten ist (*Sp 5 v* und *Sp 5 d*).

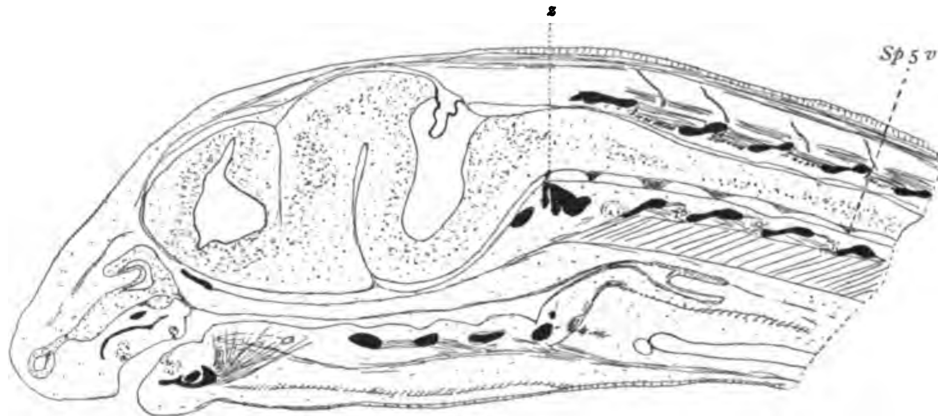


Fig. A 1.

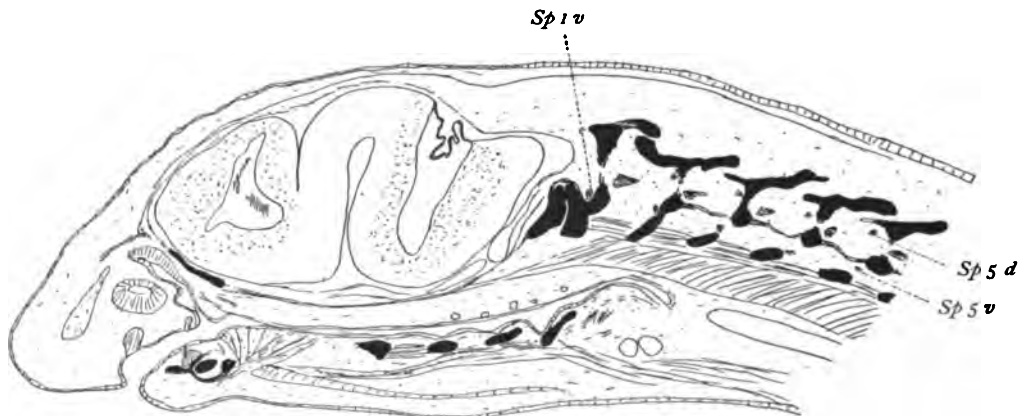


Fig. A 2.

Fig. A 1 und 2. 2 Längsschnitte vom Stadium 45 in einem Abstande von 90 µ. Vergr. 32fach auf 2/3 verkleinert. (Wegen der Buchstabenbezeichnung sei auf den Text und die Erklärung am Ende der Arbeit auf p. 457 verwiesen.)

Was nun den Verlauf des occipitalen Nerven *z* betrifft, so läuft er erst etwas nach vorne und tritt meist gemeinsam mit dem Vagus aus dem Schädel heraus. Gleich nach seinem Durchtritt teilt er sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast. In selteneren Fällen jedoch durchsetzt er den Schädel in einem eigenen besonderen Kanal, der hinter dem Loch für den Vagusaustritt gelegen ist. Fig. B

illustriert ein derartiges Verhalten. Auf der rechten Seite erblickt man den Durchtritt des occipitalen Nerven *z*, der sich gleich darauf in seinen ventralen und dorsalen Ast teilt. Auf der linken Seite, die weiter kranial getroffen ist, ist der etwa 20 μ breite Kanal für den Nerven *z* nicht mehr vorhanden. Wir erkennen aber die beiden Aeste des Nerven *z*, die zur Muskulatur hinziehen. Der Abstand zwischen dem Loch für den Occipitalnerven *z* und dem für den Vagus beträgt hier 40 μ.

Sehr wichtig für die Beurteilung des occipitalen Nerven ist sein Verhältnis zum Vagus. In einer Reihe von Fällen zieht der occipitale Nerv zur Stammesmuskulatur, ohne irgendwelche Beziehung zum Vagusganglion aufzuweisen. So z. B. verläuft er in Fig. B in ganz beträchtlicher Entfernung vom Vagusganglion (*X*).

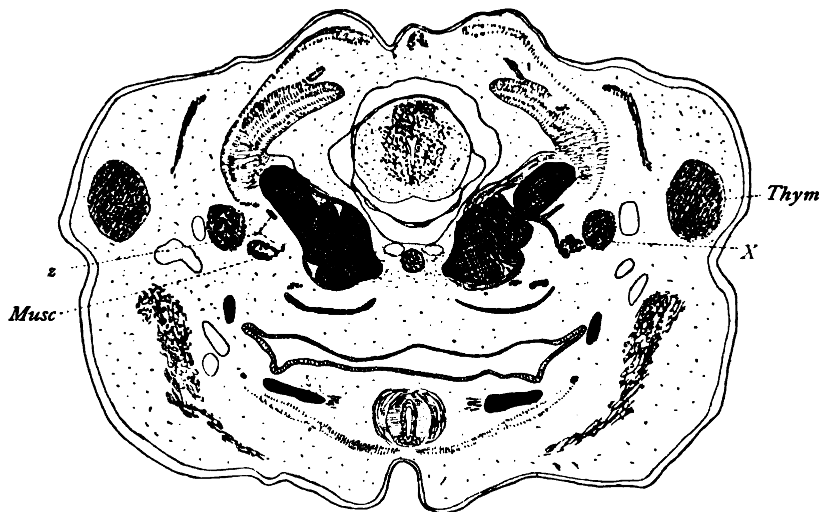


Fig. B. Querschnitt vom Stadium 45. Vergr. 40fach. *Musc* Muskel, der von den Wirbeln zur Ohrkapsel zieht.

In anderen Fällen dagegen findet man median vom großen Vagusganglion ein kleineres Ganglion, welches mit dem Hauptganglion durch faserige Nervenzüge verbunden ist. An dieses vorgelagerte mediale Ganglion zieht der ventrale Ast des occipitalen Nerven *z* so innig angeschmiegt vorbei, daß einem der Vergleich mit einem Spinalganglion und seiner ventralen Wurzel aufgedrängt wird.

Auf einem Querschnitt durch eine 5,2 cm lange Larve des Stadiums 46, der in Fig. C dargestellt ist, erblickt man beiderseitig medial vom Vagusganglion (*X*) ein ganz ansehnliches Ganglion (*Gz*), das mit den eben genannten in Verbindung steht und in das links der ventrale Ast des occipitalen Nerven *z* hineinzumünden scheint. In Wirklichkeit geht der ventrale Nerv nicht in das Ganglion hinein, sondern

berührt dieses nur an seiner Unterseite, so daß also Nervenfasern und Ganglienzellen in direktem Kontakt stehen. Ich werde dieses Ganglion, das völlig vom

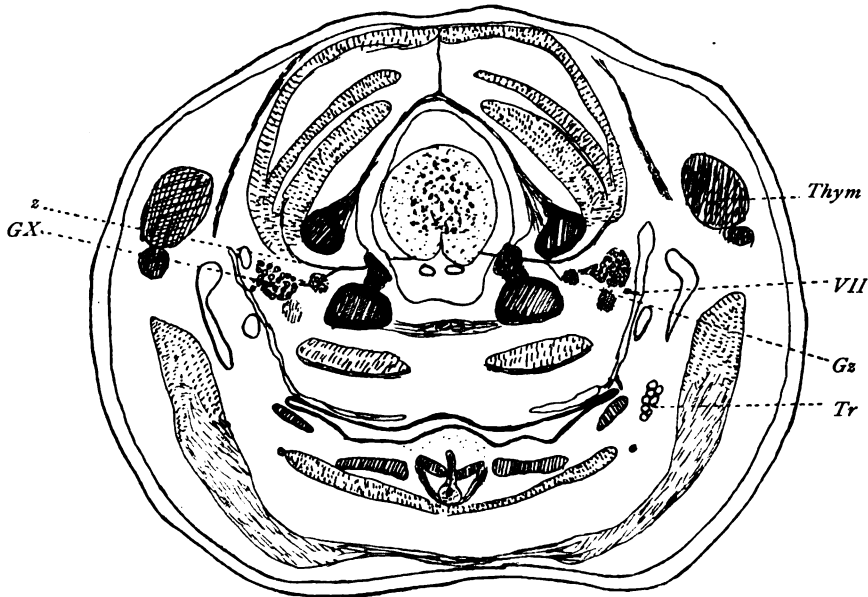


Fig. C. Querschnitt durch eine 5,2 cm lange Larve vom Stadium 46. Vergr. 35fach. *VII* Nervus recurrens vom Facialis zum sympathischen Ganglion.

Vagusganglion getrennt werden kann, Ganglion *z* bezeichnen. Es hat in dem eben beschriebenen Fall eine Ausdehnung von 60—70 μ. Bei einem anderen gleichaltrigen Tier zieht der occipitale Nerv *z* direkt durch das vorhin beschriebene Ganglion *z*. Fig. D, auf der dieses Verhalten für die linke Seite wiedergegeben ist, dürfte durch den Vergleich mit der vorigen Fig. C leicht verständlich sein. Hier sehen wir bei stärkerer Vergrößerung die beiden Aeste von *z* zu ihrer zugehörigen Muskulatur hinziehen. Der ventrale Zweig durchbricht dabei das medial vom Vagusganglion (*GX*) liegende Ganglion *z*. Auf einem Horizontalschnitt eines wenig älteren Stadiums 46 erkennt man in Fig. E 1 rechts wiederum die innige Anlagerung des Ganglion *z* an den occipitalen Nerven *z*,

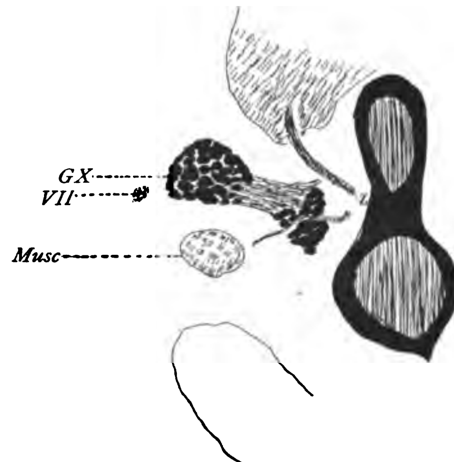


Fig. D. Querschnitt vom Stadium 46. Vergr. 125fach, auf $^2/_3$ verkleinert.

dessen Ursprung aus der Medulla sowie Verlauf vor dem Occipitalbogen aus Fig. E 2 ersichtlich ist. Außerdem ist die Lagebeziehung dieses Ganglion *Gz* zu dem des Vagus *GX* deutlich und die große Entfernung zwischen ihnen deutet darauf hin, daß dieses mediale Ganglion ein besonderes Gebilde darstellt, das einen eigenen Namen verdient. Um Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich gleich hier erwähnen, daß dieses Ganglion *z* natürlich zum Vagusganglionkomplex hinzugehört und durch die Vaguswurzeln (*WX*) mit dem Hirn in Verbindung

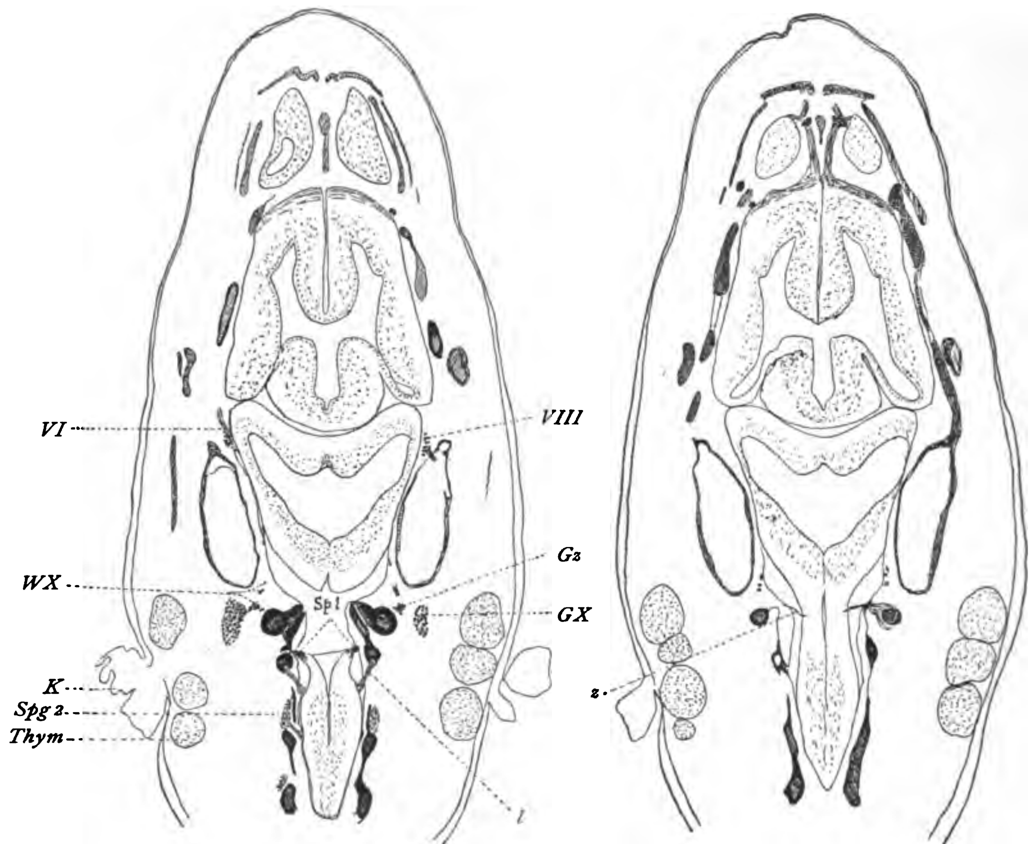


Fig. E 1. Fig. E 2.

Fig. E 1 und 2. Horizontalschnitte eines Stadium 46/47. Vergr. 35fach, auf $^2/_3$ verkleinert.

steht (Fig. E' 1). Nur ist es eben oft etwa in der Hälfte der Fälle möglich, ein mediales Ganglion von der Hauptmasse abzugrenzen und daher eine besondere Bezeichnung gerechtfertigt.

Was für eine morphologische Bedeutung diesem Ganglion zukommt, werden wir nach Besprechung der jungen Stadien im allgemeinen Teil erörtern.

Die Entstehungsweise dieses Ganglion ist folgende: Bei einem Stadium 41 finden wir sehr ähnliche Bilder wie die vorhin beschriebenen vom Stadium 45

(Fig. F). Medial vom langgestreckten Vagusganglion (*GX*) zieht die kaudalste Vaguswurzel (*WX*) kaudal und lateral. Ganz dicht am Knochen, durch dasselbe Loch wie der Vagus tritt der occipitale Nerv *z* aus dem Schädel und teilt sich gleich darauf in seinen dorsalen und ventralen Ast. Letzterer berührt unmittelbar die Vaguswurzel, die er in seinem Verlauf von unten kreuzt. An der Berührungsstelle ist die Vaguswurzel klobig verdickt durch eine von zahlreichen Zellen gebildete Masse. Dieser Buckel, den wir auch in einem jüngeren Stadium, wo noch keine Verknöcherung stattfindet, erkennen können (Fig. G), besteht ursprünglich aus kleineren Zellen als die des lateral gelegenen Vagusganglion. Späterhin aber im Stadium 45 ist der Unterschied in der Zellgröße bei dem Vagusganglion *GX* und dem Ganglion *Gz* nicht vorhanden. (Möglicherweise liegen bei der Genese der Ganglien analoge Verhältnisse vor, wie ich sie früher für die Thymus beschrieben und angenommen habe.)

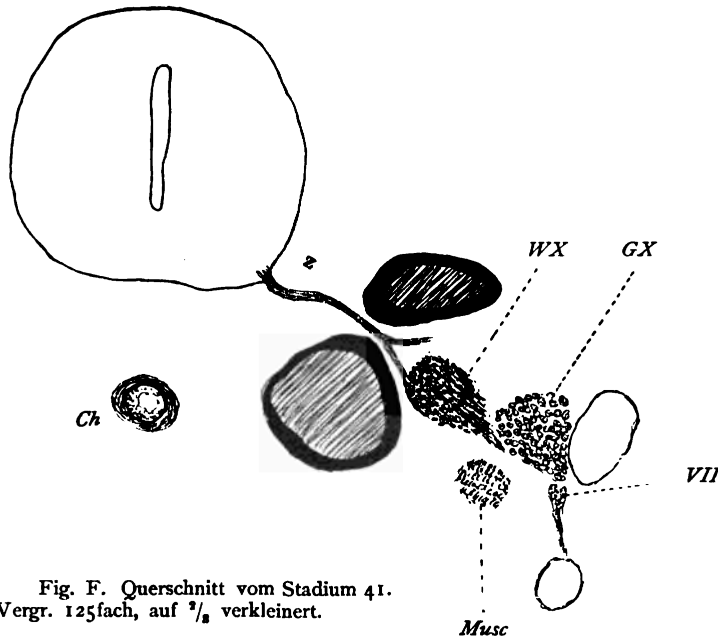


Fig. F. Querschnitt vom Stadium 41. Vergr. 125fach, auf ²/₃ verkleinert.

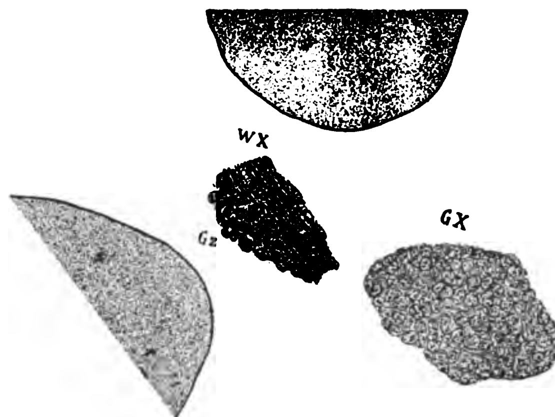


Fig. G. Querschnitt vom Stadium 41. Vergr. 250fach.

Das Ganglion *z* ist also, wie aus seiner Entstehungsweise hervorgeht, ein Abschnitt des Vagusganglion, der in etwa der Hälfte der beobachteten Fälle sich nicht mit dem großen Ganglionkomplex des Vagus vereinigt, sondern diesem medial vorgelagert bleibt und dann innige Beziehungen zum occipitalen Nerven *z* eingeht.

Bei Ichthyophis hat PETER ebenfalls ähnliche Verhältnisse angetroffen: „Der schwache ventrale Ast (N. occ. von Fig. 26) verläuft gerade nach hinten, tritt medial vom Sympathicusganglion nach der Bauchseite.“ „Auf ihm (dem Muskel) liegt das langgestreckte Ganglion des Sympathicus. Der kleine Nerv verhält sich also durchaus wie ein spinaler“ (p. 41). Hier liegt offenbar eine Verwechslung vor, denn dieses Ganglion ist das Vagusganglion, wie es PETER ja auch richtig in seinen Abbildungen bezeichnet. Das Sympathicusganglion liegt weiter kaudal und medial, wie wir später erfahren werden.

Daß bei Protopterus annectens ebenfalls die gleichen oben geschilderten Beziehungen zwischen Vagusganglion und Occipitalnerven existieren, schließe ich aus der Textfig. 8, p. 320 in der Arbeit von PINKUS (1895).

Jetzt wollen wir uns zunächst in der Beschreibung auf den occipitalen Nerven *z* beschränken. Der Nerv *z* ist bei erwachsenen Tieren nicht so leicht zu finden; doch habe ich ihn in einer Querschnittsserie von einem 20,6 cm langen, also einem ganz ausgewachsenen Tier nachweisen können. Es verhält sich Hypogeophis völlig wie Ichthyophis, bei dem PETER ebenfalls bei Embryonen wie ausgewachsenen Tieren diesen occipitalen Nerven konstatieren konnte (p. 42).

Ferner wurde ein occipitaler Nerv *z* von SEWERTZOFF bei Siphonops beschrieben, so daß er bei Gymnophionen konstant vorzukommen scheint. Bei Urodelen fand M. FÜRBRINGER bei Cryptobranchus Reste dieses occipitalen Nerven *z*, der, wie OSAWA behauptet, in allen 50 von ihm untersuchten Exemplaren vorhanden war, während DRÜNER (1904) ihn nicht nachweisen konnte trotz sorgfältiger Präparation von zwei Tieren.

Wenn wir nun diesen Nerven *z* in jüngere Stadien zurückverfolgen, so soll die Frage vornehmlich ins Auge gefaßt werden: Ist dieser occipitale Nerv *z* der einzig vorhandene oder werden weiter kranial noch mehr occipitale Nerven angelegt?

Wie ich schon oben erwähnt habe, besitzt ebenso wie der occipitale Nerv *z* auch der Spinalis 1 keine dorsale Wurzel. Das kranialste Spinalganglion ist also das vom 2. Spinalnerven. Somit hätten wir eine Marke gewonnen für die Stadien, an denen die Kopf-Rumpfgrenze noch nicht sicher nachweisbar ist, indem wir nämlich den zum 1. Spinalganglion zugehörigen Nerven als den Spinalis 2 bezeichnen. Als Fehlerquelle muß dabei die Möglichkeit berücksichtigt werden, daß beim Spinalis 1 embryonal eine dorsale Wurzel mit Ganglion angelegt und später rückgebildet wird, ein Vorgang, der bei vielen Amphibien beschrieben worden ist.

Diese letztere Möglichkeit glaube ich aber durch einen sorgfältigen Vergleich vieler kurz aufeinander folgender Stadien ausschließen zu können. Und ich bin somit auf Grund folgender gleich zu erwähnender Beobachtungen zur

Ueberzeugung gekommen, daß ein occipitaler Nerv *y* angelegt wird, der erst verhältnismäßig spät im Laufe der Entwicklung wieder verschwindet.

Wenn man von dem Stadium 45, von dem vorhin ausgegangen wurde, auf jüngere zurückgeht, so findet man zunächst völlig analoge Verhältnisse bei einem Stadium 41, bei dem die Wirbel auf dem Vorknorpelstadium sich befinden.

Den paramedianen Längsschnitt H 1 kann man ohne weiteres auf den von Fig. A beziehen. Man erblickt auf Fig. H 1 eine Reihe von Spinalnerven angeschnitten. Der 2. und 3. Spinalnerv weisen ein Spinalganglion auf, das auch alle kaudal folgenden Spinalnerven besitzen.

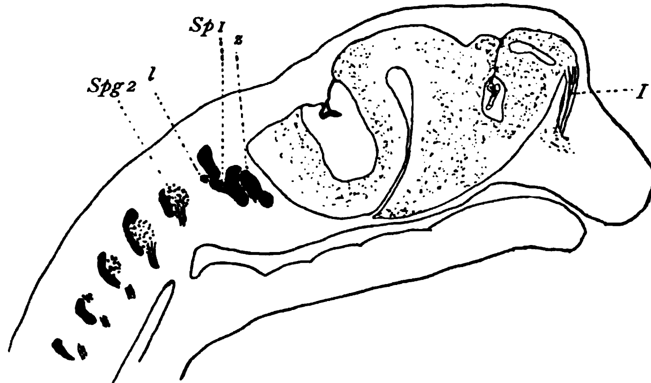


Fig. H 1.

Der Spinalis 1 ist in einer tiefen Rinne innerhalb des Atlas, der occipitale Nerv *z* vor dem Atlanto-Occipitalgelenk zu erkennen. Wenn wir nun diese beiden letzten Nerven in der Serie bis zu ihrer Innervation des Muskels verfolgen, so erkennen wir, daß der Occipitalis *z* (*Sp Oc*) das erste, der Spinalis 1 das zweite Metamer des Musculus dorsalis versorgt, der seinen Ansatz an der Ohrkapsel hat (Fig. H 2).

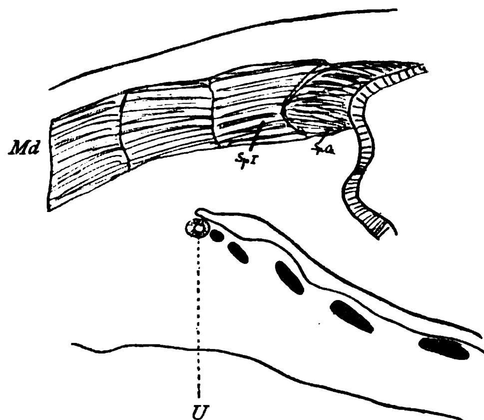


Fig. H 2.

Fig. H 1 und 2. Längsschnitte vom Stadium 41. H 1. Vergr. 32fach, auf $^2/_3$ verkleinert. Fig. H 2. Innervation der vordersten Myomeren des Musc. dorsalis. Vergr. 40fach.

Die gleichen Verhältnisse wie die vom Stadium 41 finden sich noch im Stadium 38, Fig. I, bei dem sich noch kein Vorknorpelgewebe ausgebildet hat, bei dem somit eine Grenze zwischen Kopf und Rumpf durch das Gelenk nicht angegeben werden kann. Im übrigen sind die Stadien 41 und 38 so nahe aufeinander folgend, daß von einer Lücke, die ich ja durch Zwischenstadien ausfüllen könnte, nicht die Rede sein kann.

Hier sind vor dem Nerven mit dem 1. Spinalganglion zwei Nerven, die zu den ersten Muskelsegmenten hinziehen, die also als Spinalis 1 und Occipitalis *z* identifiziert werden müssen.

In viel jüngeren Stadien 27—30 finden wir nun drei Nerven ohne Spinalganglion (Rek. 7). Daß nun der 2. Spinalnerv nicht erst später sein Spinalganglion erhält, sondern daß der kranialste nun der occipitale Nerv *y* sei, ergibt sich aus dem Befund, den man auf Zwischenstadien erheben kann. Bei einer Larve vom Stadium 35 sieht man vor dem 1. Spinalganglion außer zwei typischen Muskelsegmenten mit dazu gehörigen Nerven noch eine Zellgruppe, die in der Verlängerung der Myotomreihe liegt (Fig. J). Schon die Lage läßt vermuten, daß es sich um ein Myotom handelt, und bestärkt werde ich in dieser Auffassung durch die histologischen Befunde, die auf eine Rückbildung schließen lassen. Neben Zellen mit vakuolisiertem Plasma findet man solche mit groben, stark lichtbrechenden Granulis erfüllt; blasse Kerne sind neben anderen vorhanden, die ganz gleichmäßig und intensiv mit Hämatoxylin gefärbt worden sind.

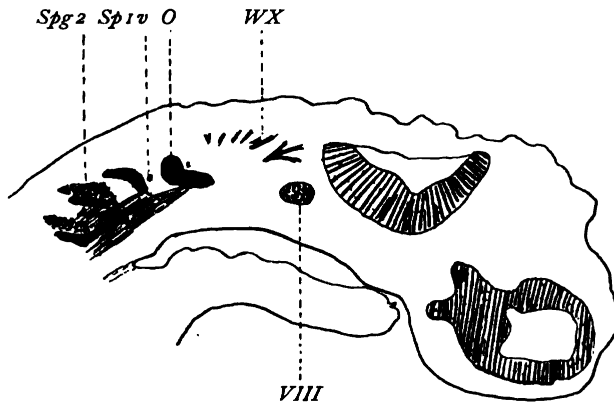


Fig. I. Längsschnitt vom Stadium 38. Vergr. 32fach, auf $^2/_3$ verkleinert. Das Blastem ist als schwarze Fläche gezeichnet; es ist noch kein Vorknorpelgewebe vorhanden. Im Knick des Occipitalbogens *O* der Nerv *z*.

Schließlich gelang es mir noch, einen feinen faserigen Strang zu beobachten, der von vorn und oben zu dieser Zellgruppe hinzieht und der zweifelsohne den occipitalen Nerv *y* vorstellt.

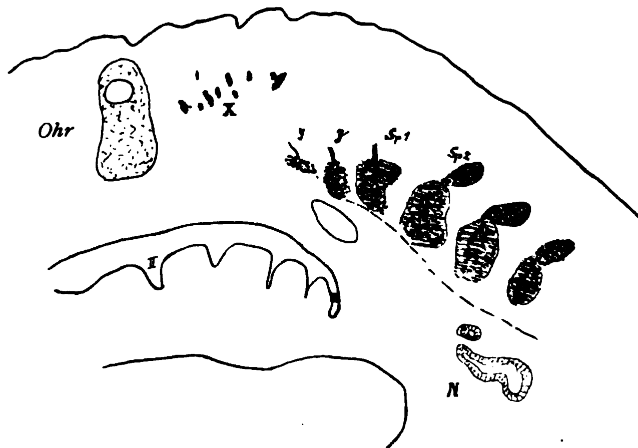


Fig. J. Längsschnitt vom Stadium 35. Vergr. 40fach. *II* 2. Kiementasche; *N* Vorniere.

Dieses Verschwinden vom Myotom *y* kann man auch sehr gut durch einen Vergleich der Rekonstruktionen 5—8 auf Tafel 25 verfolgen.

Eine Bestätigung der auf Längsschnitten gemachten Beobachtungen ergibt sich aus dem Studium von Querschnittserien. Vom gleichen Stadium 35, von dem Fig. J stammte, habe ich eine Reihe Querschnitte einer Serie auf Fig. K

wiedergegeben. Daraus geht deutlich hervor, daß wir das Recht haben, das Vorhandensein von mindestens drei occipitalen Nerven anzunehmen. Als Marke wählen wir wiederum den Spinalnerven mit dem 1. Spinalganglion.

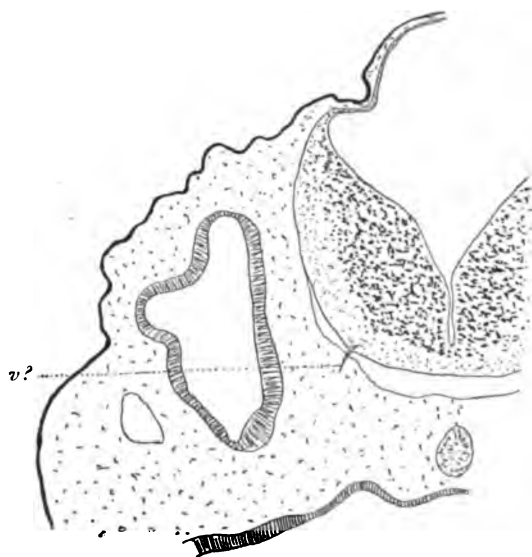


Fig. K 1.

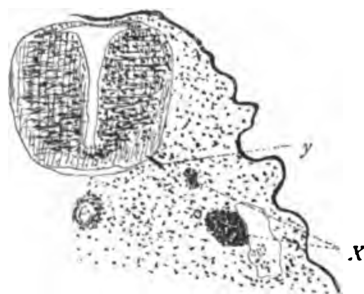


Fig. K 2.

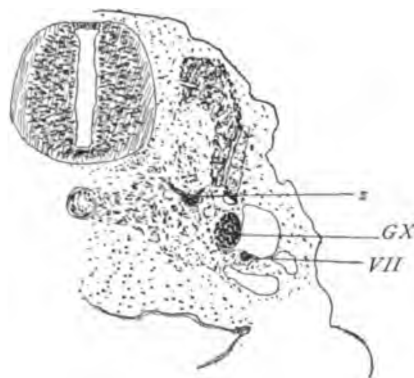


Fig. K 3.

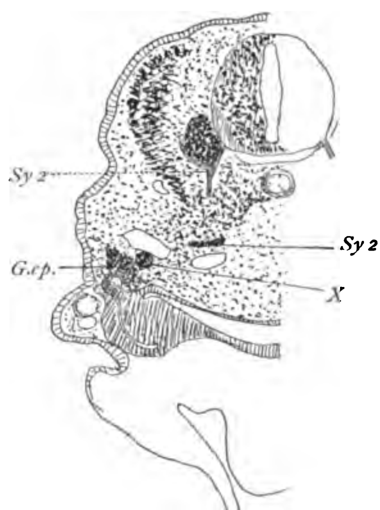


Fig. K 5.

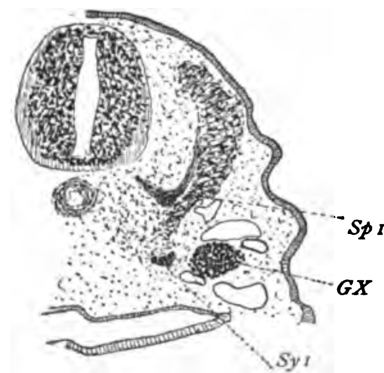


Fig. K 4.

Fig. K 1—5. Querschnitte einer Serie vom Stadium 35. Vergr. 80fach, auf $^{2}/_{3}$ verkleinert. *Gep.* Epibranchialis Ganglion.

Auf Fig. K 5, wo das kranialste Spinalganglion zu sehen ist, welches ich als dem 2. Spinalnerven zugehörig betrachte, ist außerdem eine Sympathicusanlage, der Hauptstamm des Vagus (*X*) und lateral von letzterem über der

Thymusknospe ein epibranchiales Ganglion *G. ep.* zu schauen. Solche epibranchiale Ganglien sind dorsal von jeder Kiemenspalte zu finden, das erste gehört also dem Facialis an.

Auf diese epibranchialen Ganglien und Kiemenspaltenorgane näher einzugehen, habe ich keine Veranlassung, da ich nichts Neues darüber zu berichten wüßte.

Auf den 2. Spinalnerv folgt in einem Abstand von etwa 200 μ rostral zunächst ein starker Spinalis 1, ohne jede Spur einer dorsalen Wurzel, dagegen einer ganglienähnlichen Zellanhäufung an der Teilungsstelle von dorsalem und ventralem Ast. Auf dem Schnitt erkennen wir auch medial vom Vagusganglion das erste sympathische Ganglion (*Sy 1* Fig. K 4).

Nach weiteren 200 μ tritt rostral davon, ventral am Medullarrohr, der occipitale Nerv *z* aus, ebenfalls ohne dorsale Wurzel und gleichfalls mit einer Zellanhäufung an der Verzweigungsstelle (Fig. K 3). Latero-ventral vom Vagusganglion ist der sympathische Recurrens des Facialis (*VII*). 70 μ rostral sehen wir einen dritten Nerven ventral vom Nervenrohr austreten, den Occipitalis *y*. Auch auf diesem Schnitt ist das langgestreckte Vagusganglion getroffen, aber hier erkennt man auch lateral von *y* eine dorsale Vaguswurzel angeschnitten (Fig. K 2).

Während also der Abstand zwischen den beiden ersten Spinalnerven der gleiche ist, wie der zwischen Spinalis 1 und Occipitalis *z*, ist zwischen diesem Nerven und dem folgenden der Abstand ein sehr viel geringerer. Eine Erscheinung, die nicht weiter auffallend ist, da FÜRBRINGER überall die Beobachtung machen konnte, daß die kranialsten Occipitalnerven in kürzeren Abständen voneinander austreten, als die folgenden Spinalnerven.

Es ist selbstverständlich, daß ich die Serie noch genau untersuchte, ob nicht noch kranial vom Occipitalis *y* eine ventrale Wurzel vorhanden wäre. Und da fand ich nun tatsächlich einen Faserzug, der deutlich ins Hirn hinein zu verfolgen war. Auf eine beträchtliche Strecke kaudal wie rostral davon war das Hirn offenbar durch die Sublimatfixierung geschrumpft und vom Mesenchym abgehoben. An dieser Stelle aber (Fig. K 1) war beiderseits ein Strang zu sehen, den ich auch bis in den folgenden Schnitt, aber nicht weiterhin, verfolgen konnte. Da ich nicht wüßte, was diese Faser bedeuten sollte, wenn nicht das Rudiment eines ventralen Nerven, müßte dieser nach FÜRBRINGER mit *x* bezeichnet werden. Aber der Abstand vom Occipitalis *y* beträgt etwa 260 μ, vom Abducensaustritt dagegen nur 160 μ. Daher erscheint es mir nicht unmöglich, daß dieses Nervenrudiment nicht dem Myotom *x* oder *w*, sondern vielleicht dem Myotom *v* entspricht, während, wie wir später sehen werden, der Abducens das Myotom *u* innerviert.

In dieser Auffassung wurde ich durch folgenden Befund bei jüngeren Stadien bekräftigt.

In einer Querschnittserie vom Stadium 30 betrug der Abstand zwischen Spinalis 2 und 1 160 μ, zwischen Spinalis 1 und Occipitalis *z* 160 μ, zwischen Occipitalis *z* und Occipitalis *y* 160 μ, zwischen Occipitalis *y* und dem fraglichen Nerven 320 μ, und zwischen diesem und dem Abducens 110 μ. Fig. L zeigt diesen Occipitalis *y*, der auf der gleichen Höhe wie eine Vaguswurzel entspringt. Etwa 90 μ weiter rostral von dieser Stelle glaube ich eine weitere ventrale Wurzel gesehen zu haben, bin jedoch in dieser Serie meiner Sache nicht sicher, da ein anliegendes Gefäß ein klares Bild verhindert.

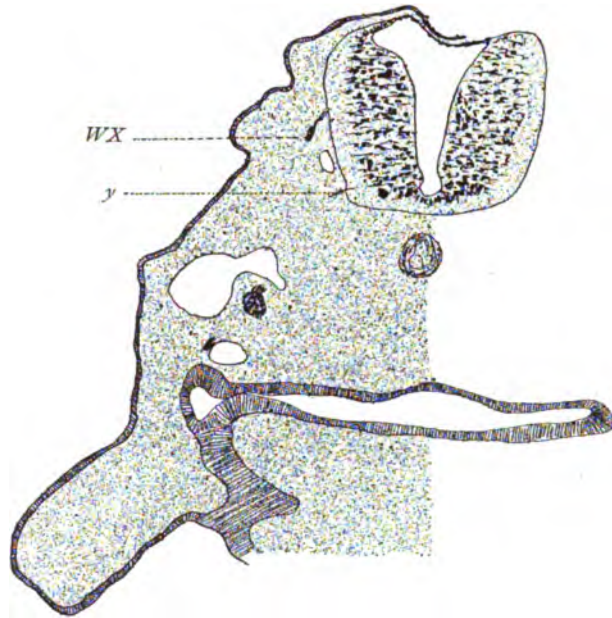


Fig. L. Querschnitt vom Stadium 30. Vergr. 125fach, auf ³/₈ verkleinert.

Dagegen habe ich bei einer anderen Serie vom Stadium 28 mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, rostral vom Occipitalis *y*, ganz eindeutig einen verhältnismäßig breiten Protoplasmastrang an der typischen Austrittstelle der ventralen Wurzel gesehen. Gleich nach dem Verlassen des Hirns teilte sich diese Faser in einen kräftigeren ventralen und schwachen dorsalen Fortsatz, der auch auf dem folgenden Schnitte verfolgt werden konnte. Dieser Occipitalis *x* war etwa 80 μ vom Occipitalis *y* entfernt. Der Abstand von *y* zu *z* betrug 120 μ, zwischen *z* und Spinalis 1 210 μ. 80 μ rostral von der ventralen Wurzel *x* sah ich an diesem Präparat noch einen weiteren plasmatischen faserigen Strang ventral am Hirnrohr austreten, der wohl nicht anders als ein Rudiment eines occipitalen Nerven *w* gedeutet werden kann. Erst 640 μ rostral davon ist die Austrittsstelle des Abducens (Fig. Q), der Abstand also dieses Nerven vom Occipitalis *y* beträgt in diesem Falle etwa 800 μ, während er in dem vorhin geschilderten Falle nur 420 μ betrug. Daraus ergibt sich, daß alle diese Gebilde starken Variationen unterworfen sind, denen wir jedoch nicht näher nachgehen können. Daß die Bezeichnung der Nerven zutreffend ist und die von mir gewählte Marke (cranialstes Spinalganglion = 2. Spinalnerv) zuverlässig ist, ergibt sich auch aus der allgemeinen

topographischen Lage dieser Gebilde. So z. B. entspringt der occipitale Nerv *y* stets fast auf derselben Querschnittsebene wie die dorsale kaudale Vaguswurzel, während der Nerv *z* viel weiter kaudal aus dem Nervenrohr tritt.

Ebenso erhalten wir völlig übereinstimmende topographische Beziehungen, wenn wir einen Querschnitt des Stadium 35 z. B. an der Austrittsstelle des Spinalis 1 mit einem entsprechenden Querschnitt eines älteren Stadium 39 vergleichen. Und bei diesem letzteren Embryo ist schon das Kopfgelenk zu erkennen, so daß die Nervenbezeichnung unzweifelhaft festgestellt werden kann. In beiden Fällen sind die gegenseitigen Beziehungen des Spinalnerven zu den Gefäßen, dem Vagus und Sympathicusganglion, dieselben, so daß an der Homologie der beiden Nerven kein Zweifel sein kann.

Beachtenswert ist ferner eine oben schon erwähnte Zellanhäufung an der Teilungsstelle des ventralen Nerven in seinen dorsalen und ventralen Ast. Sowohl beim Occipitalis *z* wie auch beim 1. Spinalnerven, sehen wir diese ganglienartige Anschwellung in Fig. K. Später sind diese Ganglien, die natürlich keine Spinalganglien sind, da die dorsale Wurzel fehlt und sie außerdem ventral vom dorsalen Ast des motorischen Nerven liegen, nicht mehr nachweisbar.

Offenbar sind es dieselben Gebilde, die v. WIJHE (1888) bei Selachiern beschrieben hat (p. 76).

Zunächst dachte ich, es wäre die erste Anlage des Sympathicus, da aber gleichzeitig mit dieser Zellanhäufung am Spinalis 1 auch schon die Anlage des Sympathicus 1 weiter ventral vorhanden war, ist es wahrscheinlich, daß diese Zellen beim Wachstum des Nerven als Neurocyten Verwendung finden. Möglicherweise wandern sie freilich ventral in den Sympathicus.

Die Ergebnisse über die occipitalen, postotischen Nerven können folgendermaßen zusammengefaßt werden: Der kaudalste *z* bleibt dauernd als feiner Nerv erhalten; *y* legt sich embryonal kräftig an, verfällt aber in den Stadien der Verknorpelung der Rückbildung. Kranial davon wurden zwei ventrale Nervenrudimente gesehen, die als occipitale Nerven *x* und *w* bezeichnet werden müssen.

Occipitalbogen und Atlas.

Da ich es somit für erwiesen erachte, daß in der Embryonalentwicklung von Hypogeophis 4 occipitale Nerven angelegt werden, ergibt sich aus diesem Befund bei Amphibien eine Bestätigung von FÜRBRINGERs Vermutung, daß „der sogenannte Occipitalbogen der Amphibien das Rudiment eines Multiplums von primären Occipitalwirbeln repräsentiere und somit allerdings in viel weiter vorgeschrittener Verkümmerung, der Summe der Occipitalwirbel der Selachier vergleichbar, sei“ (p. 485).

Meine Befunde stimmen im Prinzip auch mit der ersten Auffassung von SEWERTZOFF 1895 überein: „In der occipitalen Region des Axolotl sind 2 Kopfsegmente, eigentlich 3, da das 1. Myotom schon abortial ist" (p. 251).

Bei Necturus fand PLATT ebenfalls 3 Kopfmyotome.

Späterhin schreibt dagegen SEWERTZOFF 1897: „Bei Amphibien entspricht der ganze Occipitalabschnitt einem einzigen Segmente, dem einfachen Occipitalbogen, so daß die Amphibien in dieser Hinsicht unter allen Cranioten, mit Ausnahme der Petromyzonten, die einfachsten Zustände zeigen" (p. 410).

Da ich 2 Occipitalnerven bestimmt und 2 weitere in Spuren nachweisen konnte, folgt, daß die erste Auffassung von SEWERTZOFF die richtige ist, und daß mindestens 3, wahrscheinlich aber 5 Segmente zum Occipitalbogen vereinigt sein müssen.

Wahrscheinlich ist die Basis des Occipitalbogens 5 Wirbeln homolog, eine Zahl, die wir auch gewinnen, wenn wir die Myotome noch berücksichtigen, denn deren gibt es im Kopfe, wie wir später sehen werden, 4 postotische und 2 prootische, die jenen homodynam sind. Die obere Spange des Occipitalbogens dürfte dagegen, wie SEWERTZOFF und PLATT annimmt, nur dem Neuralbogen eines einzigen Wirbels entsprechen (Fig. M).

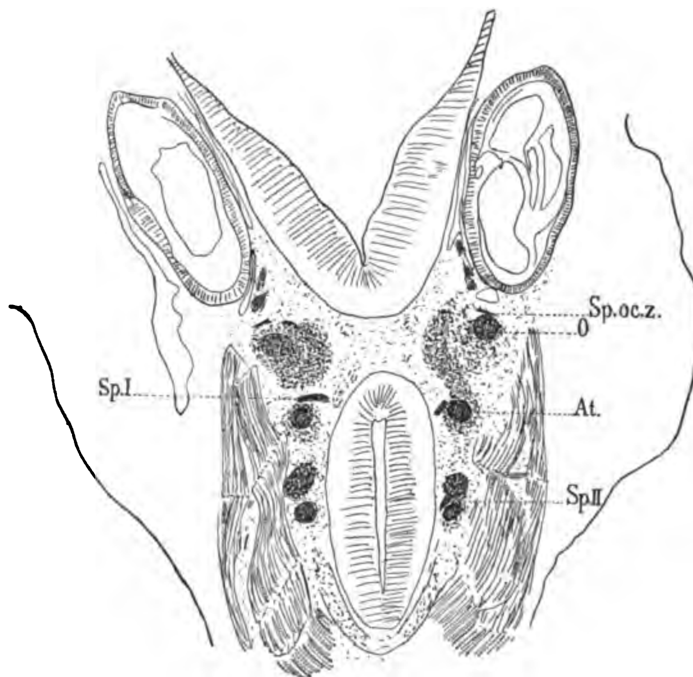


Fig. M. Horizontalschnitt vom Stadium 41. Vergr. 40fach.

Wenn wir nun auf die Streitfrage über die Wertigkeit des Atlas übergehen, so steht der fast allgemeinen Auffassung, daß er einem Segment entspreche, die von HOFFMANN vertretene Ansicht entgegen, daß der Atlas aus zwei Wirbeln verschmolzen sei.

Wir wollen nach Schilderung unserer Befunde auf die Literatur eingehen.

Auf Horizontalschnitten durch eine 2,5 cm lange Larve von Stadium 41 erkennt man die erste Anlage des Atlanto-Occipitalgelenkes.

In Fig. M ist das Zentralnervensystem zweimal getroffen wegen der Kopfbeuge. Medial von der Ohrkapsel ziehen die Vaguswurzeln herab, um durch das gleiche Loch wie der wagerecht verlaufende Occipitalnerv *z* den Schädel zu verlassen. Auf dem Schnitt ist gleichzeitig noch der 1. Spinalnerv (*Sp. I*), sowie der 2. Spinalnerv mit dem kranialsten Spinalganglion getroffen (*Sp. II*). Alle diese drei Nerven verlaufen kranial von einer Knorpelspange lateral. Der Abstand zwischen den beiden ersten Spinalnerven ist ungefähr der gleiche, wie der zwischen Spinalis 1 und Occipitalis *z*. Die Knorpelspange *O* des Occipitalbogens zeigt keinen wesentlichen Unterschied gegenüber dem Neuralbogen des Atlas (*At*). Um die Occipitalbogenspange verdichtet sich das Mesenchym zu einem Blastem, das mit dem des Atlas unten zusammenhängt, wie es auf der rechten (tiefer getroffenen) Seite der Zeichnung deutlich zu erkennen ist. Auf der linken Seite der Fig. M sieht man eine deutliche spaltförmige Lichtung im Blastem, aus dem sich das Atlanto-Occipitalgelenk ausbilden wird.

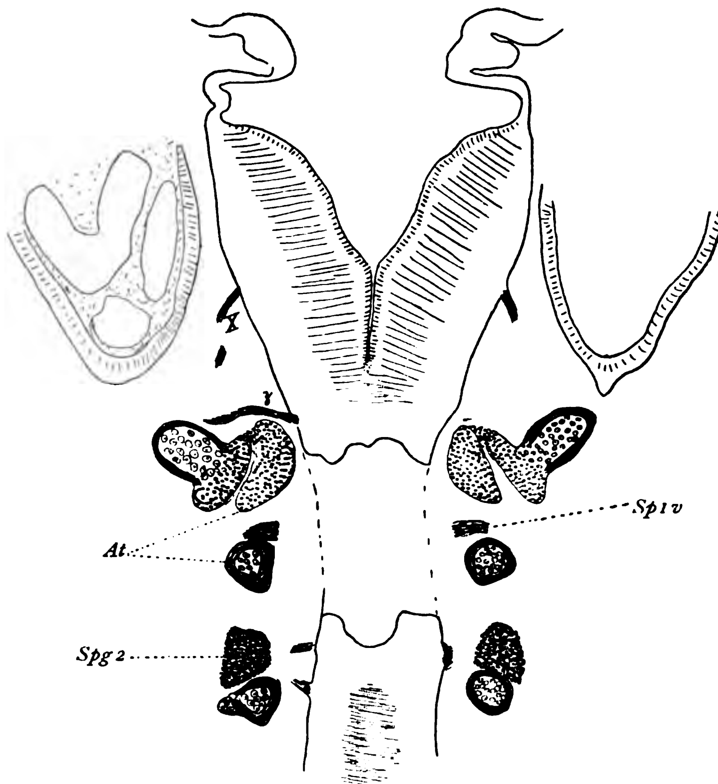


Fig. N. Horizontalschnitt vom Stadium 41. Vergr. 125fach, auf ½ verkleinert.

Es zieht also vom Atlas ein Blastem nach vorne und oben. In der so gebildeten Rille verläuft der Spinalis 1. Dieses Blastem erstreckt sich so weit rostral, daß es medial vom Occipitalbogen zu liegen kommt, in dessen Blastem es übergeht. Nur eine feine Lichtung deutet das spätere Gelenk an.

Ein etwas älteres Stadium 41 zeigt den fertigen Knorpel und den Beginn der Verknöcherung (Fig. N). Das Gelenk ist völlig ausgebildet und entspricht dem eines Stadium 46, wie es in Fig. E zu sehen ist. Der Spinalis 1 ist noch

immer in einer Rinne eingelagert, d. h. dorsal ist noch kein Knochen vorhanden, der die Rille zum Loch verschlösse. Dieses Verhalten ist besonders auf Längsschnitten äußerst deutlich (Fig. H 1).

Der Verschluß der Rille ist im Stadium 50 zustande gekommen und jetzt verläuft der Spinalis 1 völlig innerhalb vom Atlas, was man leicht auf Längsschnitten von einer 6,8 cm langen Larve sehen kann (Fig. O). In Fig. E 1 rechts sieht man seine einheitliche Knochenplatte und darunter verläuft der Nerv, der somit den Atlas durchbohrt.

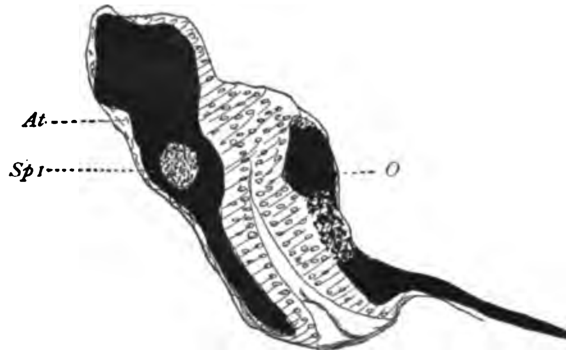


Fig. O. Längsschnitt vom Stadium. Vergr. 125, auf $^{2}/_{3}$ verkleinert. Schwarz = Knochen, punktiert = Nerv, Kreise = Knorpel.

Aus dieser Darstellung ergibt es sich ohne weiteres, daß der Spinalis 1 sekundär in den Atlas hineinbezogen worden ist.

Meine Beobachtungen bei Hypogeophis bestätigen völlig die Schilderung von SEWERTZOFF (1895), der beim Axolotl den 1. Spinalnerven ursprünglich im Occipitalgelenk, dann in einer Rinne und schließlich innerhalb des Atlas vorfand (p. 251).

Dagegen behauptet HOFFMANN (1902), daß der erste Stammwirbel aus der Verwachsung des ersten mit dem zweiten entstanden ist (p. 53). Der 1. Spinalnerv, der ursprünglich durch das Occipitalgelenk zieht, soll verschwinden, und der Nerv, der den Atlas durchbohrt, der 2. Spinalnerv sein. Dieser Vorgang wird aber durch die Abbildungen, welche Längsschnitte darstellen, nicht überzeugend nachgewiesen.

Zur Entscheidung dieser Frage sind Horizontalschnitte sehr viel günstiger. Vor dem 1. Spinalnerven existiert bei Triton noch eine ventrale Wurzel, die HOFFMANN aber nicht für einen occipitalen Nerven *z* ansieht, sondern er bezeichnet sie als Spinalnerv *o*, was er folgendermaßen begründet: „Die Differenz zwischen beiden Nerven ist jedoch so groß, daß man dieselben wohl kaum miteinander vergleichen kann. Der Occipitalnerv *z*, wie alle Occipitalnerven der Selachier, liegt entweder hinter der Vaguswurzel oder höchstens im gleichen Niveau mit dieser, z. B. bei Acanthias, die ventrale Gehirnwurzel *o* von Triton liegt unter der Wurzel des Nervus glossopharyngeus, weiter hinterwärts folgen keine mehr" (p. 50).

Der Abstand dieser Nervenwurzel *o* zum 1. Spinalnerven wird von HOFFMANN nicht angegeben, noch abgebildet. DRÜNER (1904) hat nun einen typischen occipitalen Nerven *z* bei Triton nachgewiesen, der aber nicht so weit

kranial entspringt, wie der von HOFFMANN beschriebene Nerv *o*. Dieser entspricht vielleicht einem occipitalen Nerven *y*, der bei Hypogeophis auf der Höhe der Vaguswurzel seinen Austritt hat. Jedenfalls kann man auch im weit kranialen Ursprung keinen Grund finden, diesen Nerven nicht als einen occipitalen anzusprechen.

Das Myotom, das er versorgt, läuft „kranialwärts zugespitzt aus und setzt sich hier in eine Masse fort, welche aus zerstreuten und mit Dotterkörnchen stark gefüllten, ganz indifferenten Zellen besteht“. Offenbar ist dies ein rudimentäres, im Zerfall befindliches Myotom. Ganz analoge Verhältnisse habe ich oben bei Hypogeophis für das Myotom *y* beschrieben, welches angelegt wird und später verschwindet. Bei Triton abortiert auch das Myotom *z* (*o* von HOFFMANN?) vollständig, während es bei Gymnophionen zeitlebens erhalten bleibt.

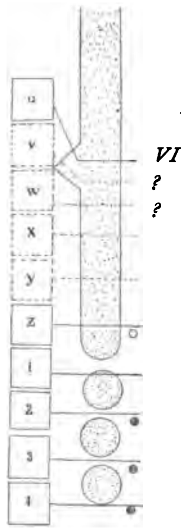


Fig. P. Schema der Occipitalregion.

Obgleich die Schilderung der Mesomeren vom Rumpf bis zum Somiten *u* als fortlaufende Reihe erst in einem späteren Kapitel erfolgen wird, möchte ich doch in dieser Beziehung vorgreifend die Befunde der Occipitalregion in einer schematischen Darstellung, wie sie SEWERTZOFF eingeführt hat, vereinigen (Fig. P).

Die Mesomeren sind durch Vierecke, die Wirbel durch große Kreise, die Spinalganglien durch kleine schraffierte Kreise, die ventralen Nerven sind durch die horizontalen Striche dargestellt. Die vergänglichen Gebilde sind durch punktierte Linien angedeutet. Die punktierten Flächen bedeuten Knochen. Am Schädel ist das Ohr durch den dreieckigen Vorsprung markiert. Der vorderste Nerv ist der Abducens. Die kaudal davon einmal beobachtete Wurzel, die ich für ein Rudiment eines Nerven *v* halte, habe ich, weil mir die Zugehörigkeit zu diesem Somiten nicht sicher genug erschien, mit einem Fragezeichen bedacht, ebenso wie die folgende ebenfalls nur einmal beobachtete Wurzel *w*.

Der kleine, nicht schraffierte Kreis bedeutet das Ganglion *z*, das dem Vaguskomplex angehört und mit dem occipitalen Nerven *z* in Verbindung tritt. Innerhalb der viereckigen Somiten ist die FÜRBRINGERsche Nomenklatur eingetragen, die natürlich auch für die zugehörigen Nerven gilt. Nur ganz kranial ist beim Abducens eine besondere Bezeichnung (*VI*) angebracht. Aus diesem Schema ergibt sich sehr augenfällig, daß der vom 1. Spinalnerven durchsetzte Atlas einwertig ist und daß der Occipitalbogen nicht einem, sondern wahrscheinlich fünf Wirbeln entspricht.

2. Augenmuskelnerven.

Bei Hypogeophis sind sämtliche drei Augenmuskelnerven wenigstens im Larvenstadium vorhanden, wie ich schon im dritten Beitrag erwähnte. Durch die bisherigen Untersucher (WIEDERSHEIM, WALDSCHMIDT, SARASIN, BURCKHARDT, BRAUER) war nur der Oculomotorius bekannt. WALDSCHMIDT (1887) hat den Abducens abgebildet in seiner Fig. 33, bezeichnet ihn aber als Acusticus (mit Fragezeichen).

Der Abducens tritt kaudal von der Austrittsstelle der Facialis-Acusticuswurzeln aus der ventralen Hirnwand. Der Verlauf des Abducens (Taf. 24, Fig. 1) ist im allgemeinen stark rostral und ein wenig lateral gerichtet. Er endigt in einer Zellenmasse, die zwischen den beiden Trigeminusganglien gelegen ist und offenbar ein rudimentäres 3. Kopfmyotom v. WIJHEs repräsentiert,

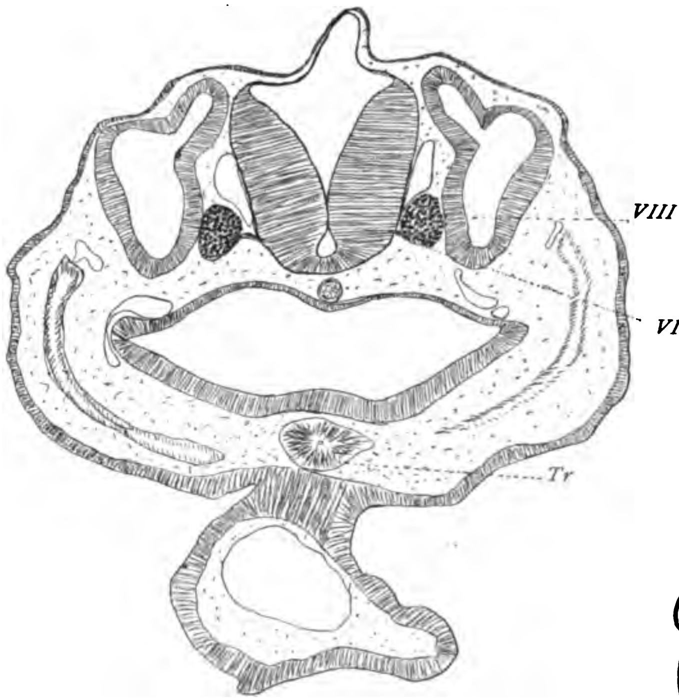


Fig. Q 1.

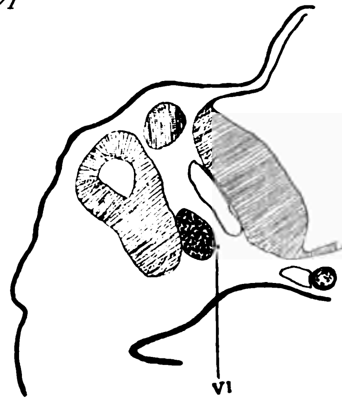


Fig. Q 2.

Fig. Q 1 und 2. Querschnitte vom Stadium 28. Vergr. 125fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

welches ich auch als Myotom *u* bezeichnen werde. Gleich nach seinem Austritt aus dem Hirnrohr tritt er in innigen Kontakt mit dem Octavusganglion (Fig. 1 und Q 1 und Q 2). Nur bei sorgfältiger Beobachtung erkennt man, daß der Abducens nicht in das Ganglion selbst hineinmündet, sondern an dessen Unterseite vorbeizieht (Fig. Q 1). Daß dies tatsächlich der Abducens und nicht eine Octavuswurzel ist, sieht man aus dem 70 μ kranial gelegenen Schnitt, bei dem der quergetroffene

Abducens medial unten neben dem Ganglion gelegen ist (Fig. Q 2). Diese Verbindung vom Abducens mit dem Octavusganglion ist konstant; ich habe sie niemals vermißt.

Also auch in diesem Falle entsteht ähnlich wie beim Occipitalis *z* ein Verhältnis, das durchaus an die Spinalganglien des Rumpfes erinnert.

Von Wichtigkeit für den Vergleich mit den Occipitalnerven ist der Abstand dieser Nerven unter sich und mit dem Abducens.

Die Zahlen von der Entfernung der einzelnen ventralen Wurzel der occipitalen Nerven und des Abducens sind schon oben gegeben worden bei Besprechung der occipitalen Nerven.

Die so weit kaudal gelegene Ursprungsstelle des Abducens kann nicht weiter befremden, da dies häufig schon z. B. bei Selachiern beschrieben worden ist.

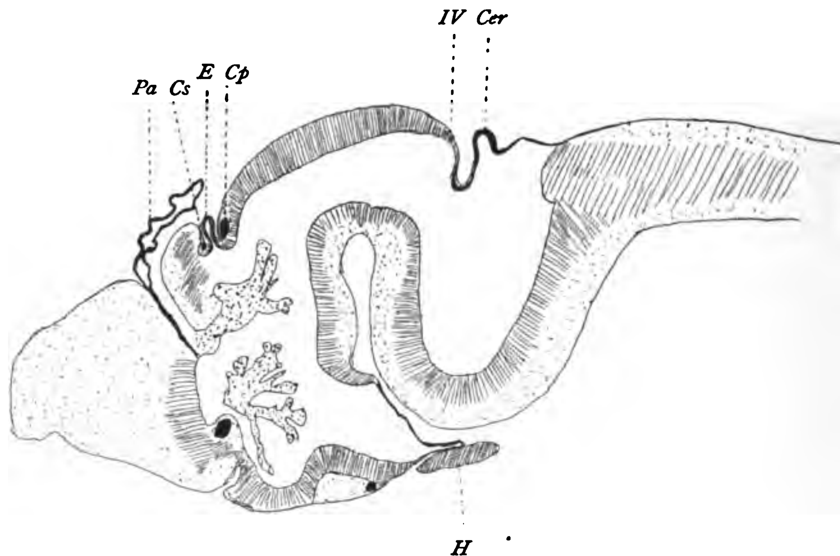


Fig. R. Medianer Längsschnitt vom Stadium 45. Vergr. 16fach. Die Kommissuren schwarz eingetragen.

So hat auch GUTHKE einen „ventralen Glossopharyngeus“ bei Chimaera beschrieben. Beim Erscheinen dieser Arbeit dachte ich sofort, daß hier eine Verwechslung mit dem Abducens vorliege, eine Vermutung, die inzwischen auch von MEEK (1909) im Anat. Anzeiger ausgesprochen wurde.

Eine Verbindung des Abducens mit dem Octavusganglion wurde bisher, soviel ich weiß, noch nie beobachtet. Es ist dies eine willkommene Bestätigung der von vielen Autoren geteilten Auffassung, daß der Abducens ein ventraler Nerv des 3. Somits ist, für dessen dorsalen Nerven man den Acustico-Facialis halten kann (KOLTZOFF, p. 547).

Der Trochlearis ist ein äußerst feiner Nervenfaden. Daher konnte ich weder seine erste Entwicklung beobachten, noch ihn beim erwachsenen Tier mit

Sicherheit nachweisen. Was nicht weiter verwunderlich ist, da die Augen auf rudimentärer Stufe stehen bleiben und dann rückgebildet werden. Am deutlichsten erkennt man ihn in den Stadien 35—45 sowohl an Längs- wie Querschnitten. Das Chiasma des Trochlearis kann man leicht an medianen Längsschnitten am Hirndach unmittelbar hinter dem Mittelhirn als hellen kleinen Kreis quergetroffener Nervenfasern erkennen (Fig. R). Von dort verläuft er geradenwegs zu seinem Muskel, dem M. obliquus superior (Rek. 9). Seine Richtung ist schräg nach vorn und unten und dabei lateral. In Fig. S sieht man zwischen 2 Hirnteilen den Trochlearis als einen feinen Strang in langer Ausdehnung auf einem etwas schiefen Sagittalschnitt getroffen. Schon hier erkennt man, daß er weit vom Trigeminusganglion verläuft und weit kranial von diesem Nerven aus dem Schädel treten wird. Ich habe nie Beziehungen zum Quintusganglion beobachtet, ebensowenig wie dem Trochlearis zugehörige Ganglien, wie sie bei Selachiern beschrieben wurden.

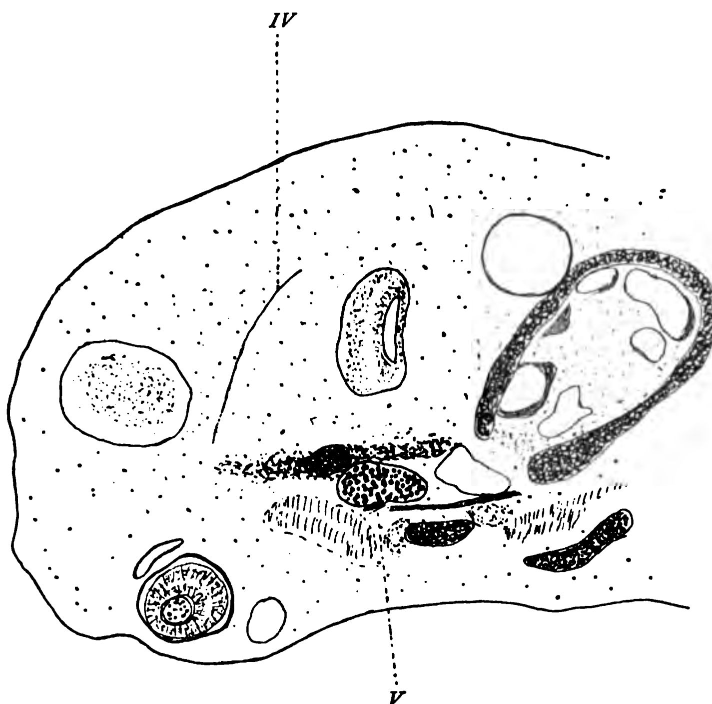


Fig. S. Schiefer Längsschnitt vom Stadium 41 einer 3 cm langen Larve. Vergr. 60fach.

In einer sagittal geschnittenen Serie des Stadium 40, wo ich den Trochlearis bis zum M. obliquus sup. verfolgen konnte, sah ich einen kleinen Ast rostral unter dem Hirn abgehen (Fig. T). Das Primordialcranium ist hier noch nicht so ausgebildet wie in der von PETER geschilderten Ichthyophislarve. Daher sind die Fortsätze der Seitenwand, welche die dorsale und die ventrale Spange in der Orbitalregion verbindet, nicht ausgebildet. Vom Schädeldach ist noch keine Spur vorhanden.

Man kann daher hier eigentlich nicht davon reden, daß der Trochlearis aus einem Foramen austritt. Er verläuft nämlich rostral von der eben erwähnten Seitenplatte und vor ihm ist noch gar kein Knorpel gebildet. Der Trochlearis

verläßt also den Schädel rostral vom Oculomotorius und Opticus auf der gleichen Höhe etwa wie der Olfactorius. In diesem jungen Stadium ist sein Verlauf extrakraniell. Auf Fig. T sind die Lagebeziehungen des Trochlearis zum Oculo-

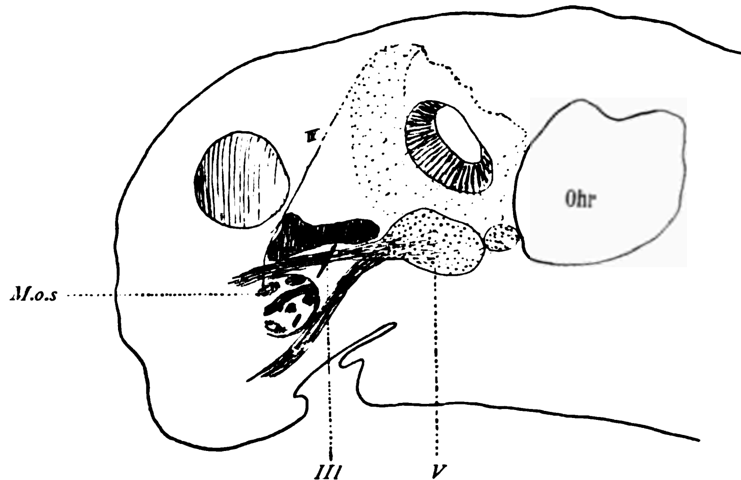


Fig. T. Längsschnittserie vom Stadium 41. Verlauf des Trochlearis. Vergr. 75fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

motorius und Trigeminus ersichtlich. Punktiert ist der sehr viel weiter medial gelegene Ursprung samt seinem Hirnteil eingetragen. Auch die übrigen Gebilde sind nicht auf einem Schnitt getroffen, sondern durch graphische Rekonstruktion, aber von nur wenigen Schnitten, auf einem Bilde vereinigt. Es verläuft, wie man sieht, der Trochlearis fast parallel vor dem Oculomotorius. Dies ist merkwürdig, da ja der Ursprung des Trochlearis kaudal von dem des Oculomotorius liegt und sein Muskel kranial von den vom Oculomotorius versorgten. Man sollte daher annehmen, daß eine Kreuzung dieser beiden Nerven eintreten müßte. Eine solche Ueberschneidung ist nun auch in jüngeren Stadien bei höchster Ausbildung der Kopfbeuge vorhanden. In Fig. U sehen wir auf einem Schnitt beide Nerven getroffen, den fast senkrecht abwärts ziehenden Trochlearis lateral vom schräg fast rein kaudal (Fig. W)

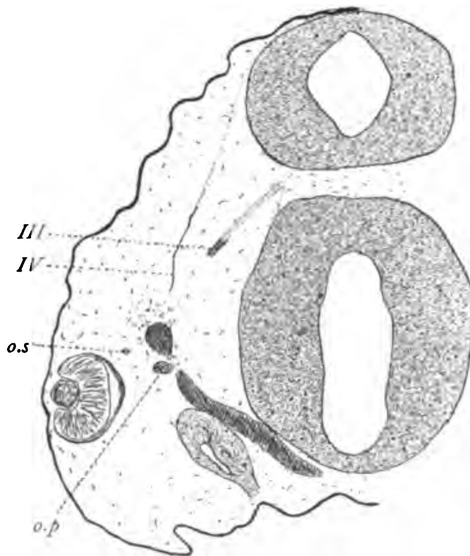


Fig. U. Querschnitt vom Stadium 30. Hirn und Riechorgan gespritzt. Knorpel doppelt schraffiert. Vergr. 40fach.

verlaufenden Nervus oculomotorius. Der proximale nicht auf dem Schnitt getroffene Verlauf der beiden Nerven ist durch punktierte Linien wiedergegeben.

Ob diese Ueberschneidung eine primäre ist oder erst sekundär durch die Kopfbeuge bedingt ist, soll hier nicht erörtert werden. Es ist dieselbe Frage, ob die Ursprungsstelle des Trochlearis primär kaudal von der des Oculomotorius gelegen ist oder nicht, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann, weil dazu eine ganz ausgedehnte Analyse des Hirnwachstums und der Hirnbeuge notwendig wäre. Und auch dann ist es unsicher, ob eindeutige Resultate erzielt werden können.

Trotzdem kann ich es mir nicht versagen, darauf hinzuweisen, daß in den jungen Stadien (Rek. 4 und 5, sowie Fig. H') die hintere Grenze der Verdickung der dorsalen Hirnwand, die wohl mit der hinteren Grenze des Mittelhirns übereinstimmen dürfte, rostral von den Encephalomeren und der Abknickungsstelle der ventralen Hirnwand gelegen ist, während späterhin (Fig. R) die dorsale Hirnwand sowohl durch die Faltung vor dem Kleinhirn, als auch durch die zweite gleich zu erwähnende Abknickung kaudal verschoben erscheint. In der Rek. 6 würde der Trochlearisursprung in das 1. Encephalomer fallen.

Jedenfalls wird die in den Stadien 35—39 vorhandene Ueberschneidung wieder rückgängig gemacht durch die Abknickung des Hirnes in einer der Hirnbeuge entgegengesetzten Richtung. Der dorsale Hirnabschnitt wird zum rostralen. Das Auge wird nach vorn und aufwärts verschoben. Daher kann der Trochlearis jetzt, trotzdem seine Ursprungsstelle sekundär kaudal verlagert ist, wegen seiner hohen dorsalen Ausgangsstelle ohne Ueberschneidung des Oculomotorius völlig rostral davon zum rostralsten Augenmuskel gelangen. Ich werde später bei Besprechung der Augenmuskelentwicklung auf diesen Prozeß noch näher einzugehen haben.

Späterhin verläßt der Trochlearis durch ein eigenes Foramen den Schädel. Nur ein Gefäß begleitet ihn dadurch und der Durchmesser dieser Oeffnung dürfte nur etwa 25 μ betragen.

Auf Fig. V 1 ist die Austrittsöffnung des Trochlearis dargestellt; sie befindet sich 25 Schnitte von 10 μ kranial von der des Opticus und Oculomotorius. Fig. V 2.

Die Gefäße sind nicht mit eingetragen. Der Trochlearis verläuft ähnlich wie in Fig. U steil abwärts, biegt dann um eine Knorpelspange und erreicht dann den M. obliquus superior. Der N. ophthalmicus profundus des Trigeminus (*o.p*) gibt gerade an dieser Stelle eine starke Anastomose dem N. ophthalmicus superficialis und außerdem einen ebenso starken Ast, welcher die Haut rostral vor dem Auge versorgt.

In dem Abschnitt, der zwischen Fig. V 1 und 2 liegt, besteht eine einheitliche Knorpelplatte ohne jede Oeffnung.

Im Zusammenhang damit möchte ich gleich Fig. V 2 besprechen. Das Hirn ist durch die Kopfbeuge zweimal getroffen. Von oben zieht der Oculomotorius, von unten der Opticus konvergierend zu einer etwa 120 μ breiten Oeffnung.

Der Oculomotorius geht darin ohne Anastomose unter dem N. ophthalmicus profundus vorbei und innerviert den M. rectus sup. Vorher entsendet er einen Ast zum M. rectus inf., den ich aber nicht bis zum darunter liegenden M. obliquus inf. verfolgen konnte. Doch wird dieser Muskel, wie ich an einer Längsschnittserie beobachten konnte, ebenfalls vom Oculomotorius versorgt. Wo der Verlauf der Nerven in der Abbildung aus Nebenschnitten ergänzt wurde, ist dies durch die punktierte Linie leicht ersichtlich.

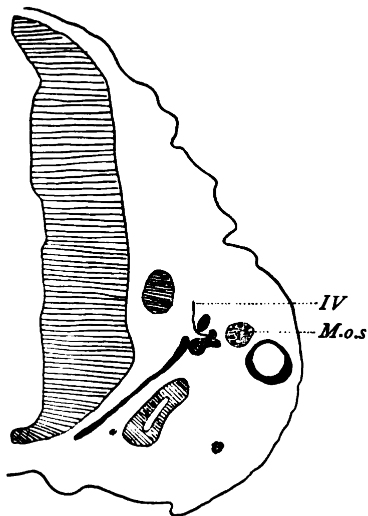


Fig. V 1.

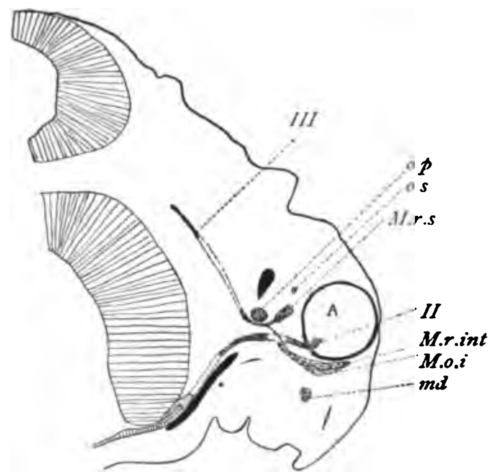


Fig. V 2.

Fig. V 1 und 2. 2 Querschnitte im Abstande von 250 μ vom Stadium 39. Austritt vom Opticus, Oculomotorius und Trochlearis aus dem Primordialcranium. Vergr. 125fach, auf $^1/_3$ verkleinert.

Der Augenblasenstiel ist proximal noch eine hohle Röhre, verläuft hart am Knorpel aufwärts, dann nach dem Schädelaustritt zieht der Opticus rein lateral zum Auge zu, in welchem dann die Fasern noch eine scharfe Knickung erleiden.

Unterhalb des Auges erkennt man den 2. Hauptstamm des Trigeminus, und weiter medial dicht an der Außenseite der Knorpelplatte den N. palatinus des Facialis.

Der Oculomotorius ist der stärkste Augenmuskelnerv.

Seine Mächtigkeit verleitete Waldschmidt zu dem Glauben, daß „der Oculomotorius bei den Gymnophionen der einzige Repräsentant aller Augenmuskeln wäre“ (p. 10).

Er entspringt meist nur mit einer Wurzel ventral am Hirnrohr in der Nähe der Umknickungsstelle des Hirns, und zwar aus dem rostralen Hirnschenkel. Bisweilen konnten auch 2 Wurzeln beobachtet werden (Fig. W). Sein Verlauf ist zunächst direkt auf die Mandibularhöhle (!) gerichtet, auf Rek. 8 splittert er sich kurz vorher auf. In Fig. W reicht er direkt in die Wand dieser Höhle hinein. Seine Richtung ist kaudal und ein wenig ventral. Einen ähnlichen Verlauf zeigt er in Fig. X, wenn er auch hier nicht so stark kaudal hinzieht. Durch die oben erwähnte Abknickung im Vorderkopf ändert sich der Verlauf des Oculomotorius dermaßen, daß er nunmehr nach einem anfänglich absteigenden Verlauf nun rostral gerichtet ist (Fig. Y und Rek. 9, Taf. 25).

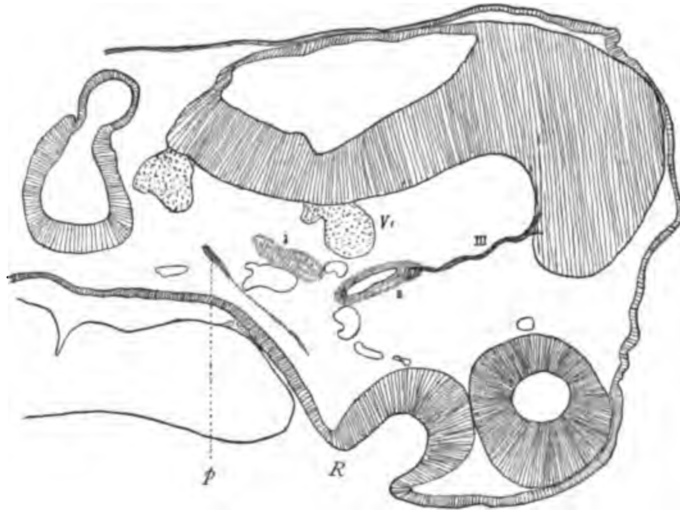


Fig. W. Verlauf des Oculomotorius (*III*) aus 2 schiefen Längsschnitten des Stadium 32 direkt in die Zellen der Mandibularhöhle (*2*). Vergr. 75fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

Nach seinem Schädelaustritt teilt er sich in zwei Aeste, von denen der untere bis zum M. obliq. inf., der obere zum M. rectus sup. verfolgt werden konnte. Von welchem Nerven der M. rectus internus versorgt wird, konnte ich nicht entscheiden.

Denn im Stadium 41, wo die Nervenäste gut verfolgt werden konnten, waren die Muskeln noch nicht deutlich zu erkennen (Fig. Y). Im Stadium 46 dagegen, wo diese gut auseinander zu halten sind, entzog sich der Hauptstamm des Oculomotorius plötzlich der Beobachtung und ich konnte nur einen Ast zum M. obliquus inf.

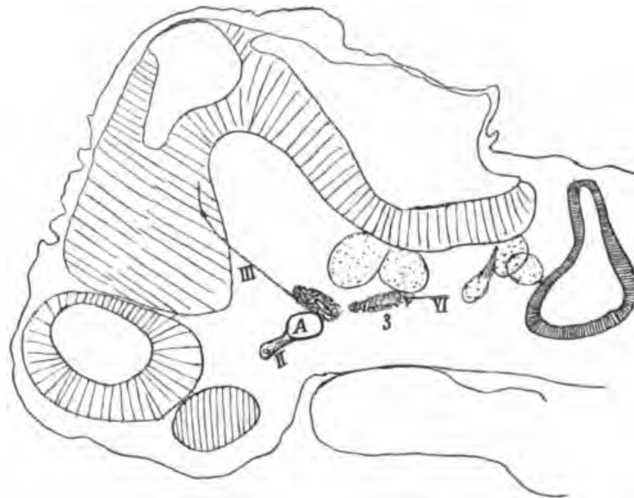


Fig. X. Dasselbe wie Fig. W aus 15 Schnitten des Stadium 35. Vergr. 75fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

verfolgen. Offenbar erfolgt die Innervation durch ganz kurze Aeste, die an der Stelle, wo alle die Augenmuskeln konvergieren, natürlich einzeln nicht weiter zu verfolgen sind.

Der Oculomotorius verläßt den Schädel nicht gemeinschaftlich mit dem Trigeminus, sondern mit dem Opticus, durch ein weiter cranial gelegenes Loch. Er verläuft cranial vom Opticus (Fig. Y) und ventral vom N. ophthalmicus profundus (Fig. V 2).



Fig. Y. Verlauf des Oculomotorius aus Längsschnitten des Stadium 41, der eine leichte Verdickung (Ganglion?) aufweist. Vergr. 125fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

Einen sensiblen Ast, wie er bei anderen Formen beschrieben wurde, sah ich nicht, dagegen konnte ich in einem Querschnitt vom Stadium 40 auf einer Seite gleich nach dem Austritt des Oculomotorius aus dem Hirn einen feinen lateral gerichteten Ast beobachten, den ich nicht weiter verfolgen konnte und der auch in späteren Stadien nicht vorhanden ist.

Im Verlauf des Nerven, nicht weit von der Ursprungsstelle, habe ich bisweilen leichte Anschwellungen gesehen, die durch dichter als gewöhnlich gelagerte Neuroblasten gebildet sind (Fig. X u. Y).

Wegen ihres geringen Umfanges würde ich diesen Gebilden kaum die Bezeichnung eines Ganglion beilegen, doch da ich an der gleichen Stelle an mehreren Präparaten die gleiche Verdickung antraf, dürfte es sich um ein Rudiment handeln, das dem Oculomotoriusganglion, wie es bei Selachiern beschrieben wurde, homologisiert werden dürfte.

Wie wir oben gesehen, verläuft der Oculomotorius bei seinem Schädelaustritt hart unter dem 1. Trigeminusast, ohne zu anastomosieren und konnte dann zum Teil bis zu den Augenmuskeln verfolgt werden.

WALDSCHMIDT beschreibt und zeichnet bei Siphonops eine Anastomose zwischen dem Oculomotorius und dem 2. Trigeminusast. Bei Hypogeophis habe ich trotz eifrigen Suchens eine solche nicht gefunden und glaube daher, sie bei dieser Form wenigstens für die Larve leugnen zu müssen.

3. Die Augenmuskeln.

Im Zusammenhang mit den Nerven müssen wir nunmehr auf die Augenmuskeln eingehen.

Die 6 Muskeln werden von den Vettern SARASIN beschrieben und abgebildet. Außerdem zeigten diese Autoren, daß der Retractor tentaculi ursprünglich ein Augenmuskel sei, doch ließen sie es unentschieden, ob er ein abgesprengter Teil des Musculus rectus int. oder ein modifizierter Retractor bulbi sei. Ich halte letztere Möglichkeit für die richtige, denn der Muskel, der sehr viel weiter kaudal als die übrigen Augenmuskeln reicht, wie aus der Rekonstruktion zu ersehen ist, entsteht aus dem 3. Somiten und wird vom Abducens innerviert. Beim Frosch wird der Retractor bulbi ebenfalls vom Abducens versorgt. Ob der Retractor tentaculi auch an den Bulbus Fasern abgibt, kann ich nicht bestimmt aussagen, doch glaube ich es nicht. Jedenfalls ist er vom Rectus int. in seiner hinteren Partie kaum abzugrenzen, sondern bildet einen gemeinsamen Muskel, der, wie schon erwähnt, sehr viel weiter kaudal an der Austrittsstelle des VII. inseriert (Fig. Z 2).

Neben der Rekonstruktion der Augenmuskeln habe ich zwei einzelne Schnitte reproduziert, an denen man die Lagebeziehungen der einzelnen Muskeln zueinander ohne weiteres erkennt.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß die M. recti ext. und int. proximal mit dem M. rectractor tentaculi so verschmelzen, dass sie als dessen Abkömmlinge imponieren.

Sämtliche Augenmuskeln werden von einer Muskellage eingehüllt, die von SARASIN als Kompressoren der HARDERschen Drüse bezeichnet wurde und die offenbar dem Levator bulbi beim Frosch entspricht.

Dieser Muskel hat die Form eines rostral offenen Sackes. Hinten inseriert er an einem fibrösen Ring, durch welchen die Nerven II, III, sowie der Retractor tentaculi hindurchtritt. Die sensible Innervation des Tentakels wird von einem

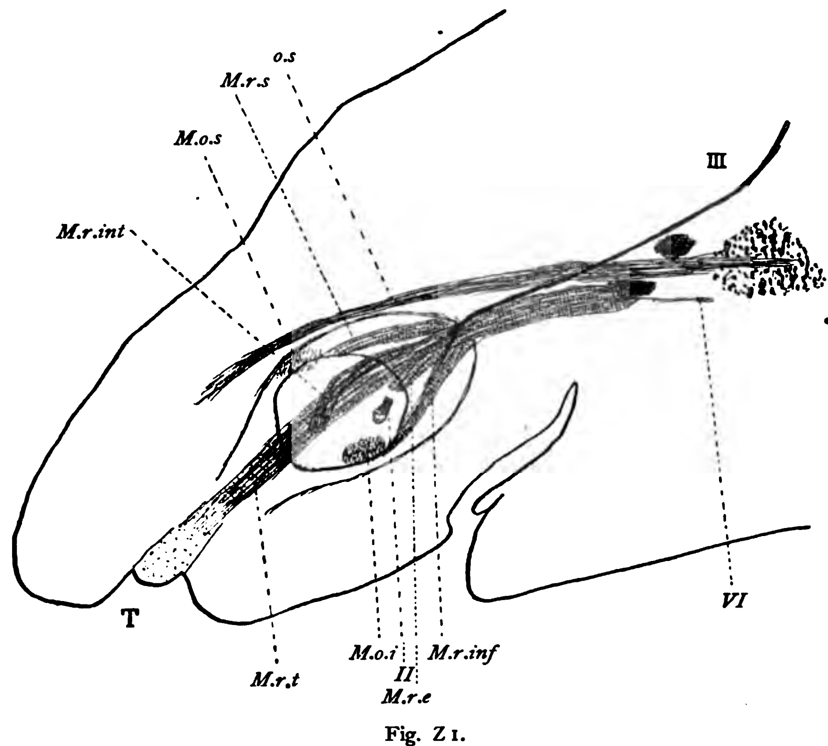


Fig. Z 1.

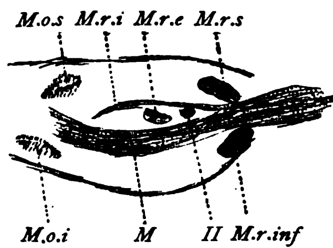


Fig. Z 2.

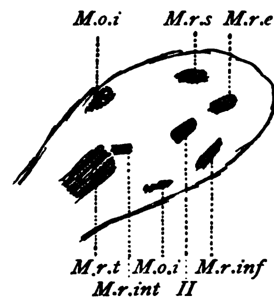


Fig. Z 3.

Fig. Z 1—3. Rekonstruktion der Augenmuskeln nach Längsschnitten von einer 4,3 cm langen Larve des Stadium 46; in Z 2 und 3 einzelne Schnittbilder. Vergr. 95fach, auf $^{2}/_{3}$ verkleinert.

Ast des N. ophthalmicus sup. des Facialis bewerkstelligt (Rek. 9). Es kann somit kein Zweifel darüber sein, das dieses rätselhafte Tastorgan dem 3. Kopfmetamer angehört.

Wenn wir nun auf die Entwicklungsgeschichte der Augenmuskeln eingehen, so muß ich wegen der Bildung der Kopfhöhlen auf den 1. Teil verweisen, wo diese Verhältnisse bis zum Stadium 24 geschildert worden sind.

Der 3. Somit (v. WIJHE) ist ursprünglich nur als eine dichtere Zellanhäufung vom umgebenden Mesenchym unterscheidbar. Er liegt zwischen dem 2. Trigeminus und dem Facialisganglion (Fig. H'). Später werden wir ihn noch in jüngere Stadien zurückverfolgen und mit dem Myotom *u* identifizieren, doch behalte ich die eingebürgerte Bezeichnung bei. Im Laufe der Entwicklung also rückt dieser 3. Somit immer weiter rostral, so daß er im Stadium 28 medial und unter dem 2. Trigeminusganglion (Fig. A'), im Stadium 32—35 zwischen die beiden Quintusganglien zu liegen kommt (Fig. B'). In diesen Stadien sind die Zellen meistens regelmäßig konzentrisch angeordnet, so daß in der Mitte eine Lichtung entsteht. Bisweilen habe ich auch eine Höhlung gefunden, die nicht immer zentral gelegen war, wie z. B. in Fig. A' rechts oben, die aber durch die Verkleinerung auf 1/8 bei der Reproduktion undeutlich zu erkennen ist.

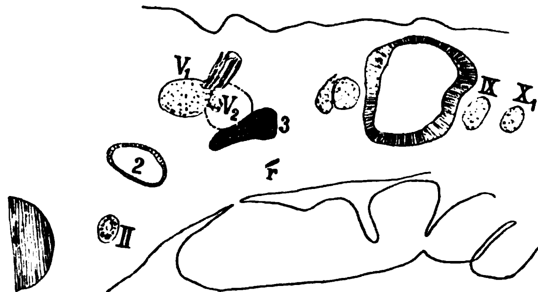


Fig. A'. Längsschnitt vom Stadium 28. Innerhalb des 3. Somiten (3) ist exzentrisch eine Höhlung. Vergr. 125fach, auf 1/8 verkleinert.

Bei dotterreichen Zellen muß man sehr vorsichtig im Diagnostizieren einer Urwirbelhöhle sein, doch glaube ich, daß die in späteren Stadien gefundene Lichtung (z. B. Fig. X, Stad. 35) tatsächlich einer Urwirbelhöhle entspricht, da hier die groben Dotterpartikelchen in den Zellen längst aufgebraucht sind.

Schon in frühen Stadien, sobald die Nerven differenziert sind, kann man die Innervation dieses Somiten vom Abducens nachweisen, was in späteren Stadien natürlich auch stets gelingt (Fig. X, Z).

Der 3. Somit scheint an Zellmenge der Mandibularhöhle in ihrem Blasenstadium bei weitem überlegen zu sein, was er in den jüngsten Stadien (Rek. 2, 3) ursprünglich nicht gewesen ist.

Aus diesem 3. Somiten entwickelt sich auch der stärkste Muskel: der Retractor tentaculi, was ich mit Sicherheit beobachten konnte. Ferner bildet sich, glaube ich, der Rectus externus und so merkwürdig es erscheinen mag, der Rectus internus. Ich schließe dies aus einem Sagittalschnitt durch eine 4,3 cm lange Larve des Stadium 46, bei dem der Rectus internus wie gesagt als ein Bündel des Retractors erscheint, der am Bulbus ansetzt (Fig. Z 2). Der Insertionspunkt dieses Muskels liegt somit nicht im fibrösen Ring um den Opticus, wie der

der M. recti inf. und sup., sondern weiter kaudal am Knorpel an der Austrittsstelle des N. ophthalmicus superior.

Der bequemeren Ausdrucksweise halber sprach ich von einem „Vorrücken" des 3. Somiten. Wahrscheinlich ist das zum Teil nur vorgetäuscht durch die Kopfbeuge, wobei das Hirn gefaltet und somit das Auge dem 3. Somiten genähert wird.

Die Mandibularhöhle haben wir im ersten Teil (p. 134) im Stadium 24 als 170 μ große, von einem einschichtigen Epithel gebildete Blase verlassen. Späterhin verliert die Mandibularhöhle ihre pralle Form und nimmt eine längliche Gestalt an. Der mediale Fortsatz, der ursprünglich die beiderseitigen Mandibularhöhlen verband, schwindet schließlich vollständig. Durch Verdickung der Wand erhält die Blase ein immer kleineres Lumen. Vom Stadium 26 an findet man innerhalb der Höhlung häufig, später fast regelmäßig lockere Zellhaufen. Es ist dies ein Ausdruck dafür, glaube ich, daß die Wandungszellen stark proliferieren, wobei der epithelartige Zellverband verschwindet und somit Zellen leicht in das Innere der Höhlung gelangen. Jetzt können sich wiederum, wie in den Stadien 12—14, eine oder mehrere Zwischenwände ausbilden, so daß die Mandibularhöhle in mehrere unregelmäßige Unterabteilungen zerfällt, bis die dicht aneinander gelagerten Zellen das immer mehr schwindende Lumen ganz verdrängt haben, was etwa im Stadium 39/40 erreicht sein dürfte. Kurz darauf beginnt die Differenzierung der Augenmuskeln.

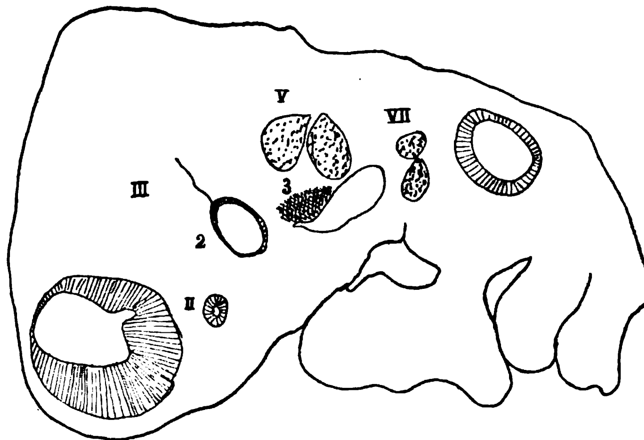


Fig. B'. Längsschnitt vom Stadium 32. Vergr. 45fach. Innervation der Mandibularhöhle (*2*) durch den Oculomotorius (*III*).

Die Mandibularhöhle wird vom Oculomotorius und vielleicht auch vom Trochlearis versorgt, doch konnte ich letzteren in diesen Stadien nicht bis zu seinem Ende verfolgen. Daß aber der Oculomotorius in die Mandibularhöhlenmasse hinein zu verfolgen ist, habe ich ganz konstant in allen Längsserien der betreffenden Stadien 34/35 mit aller Bestimmtheit beobachten können. In den Figuren ist dies ohne weiteres ersichtlich und als weiteren Beleg illustriere ich diese auffallende Tatsache durch die Fig. B'.

In einzelnen Fällen sah ich sogar eine Aufsplitterung des Nerven in der Mandibularhöhlenwand.

Diese so auffällige Innervation erklärte mir die befremdende, vorher von mir gemachte Beobachtung, daß alle Augenmuskeln, die nicht vom 3. Somiten herstammen, von der Mandibularhöhle ihren Ursprung nehmen, da in diesen Stadien keine Spur einer Prämandibularhöhle erblickt werden konnte.

Der Gedanke lag nahe, daß das als Mandibularhöhle bezeichnete Gebilde ein Verschmelzungsprodukt aus Prämandibular- und Mandibularhöhle sei, und tatsächlich ergaben sich dafür gewisse Anhaltspunkte.

Die Prämandibularhöhlen sind, wie wir im ersten Teil in jungen Stadien sahen, zwei kleine, nahe der Mittelebene gelegene Blasen, die durch ein Zwischenstück miteinander verbunden sind.

Letzteres war von den vegetativen Zellen gebildet, die das vorderste Urdarmdach liefern, in welches die „ektodermale" Chorda, ein Produkt animaler Zellen, kontinuierlich übergeht.

In meiner Textfig. S (p. 132) sahen wir die Prämandibularhöhle auf einem Querschnitt durch ein Stadium 20 zu beiden Seiten der Hypophyse. Durch die Verlagerungen, die durch die Kopfbeuge bedingt sind, ist auf dem Schnitt auch der als Seitenplatte gedeutete Teil der Mandibularhöhle getroffen.

Völlig analoge Verhältnisse, wie sie in jenem Stadium beschrieben wurden, finden sich in einem Stadium 24.

. Da die topographischen Lagebeziehungen fast unverändert sind, verweise ich zur Uebersicht auf diese früher gegebene Fig. S (oder auf Fig. 3, Taf. 24) und gebe nur den rechten unteren Teil des Schnittes bei stärkerer Vergrößerung wieder (Fig. 2). Die Prämandibularhöhle (*Pm*) zeigt nicht die epithelartige Wandung wie in dem Stadium 20, sondern ein mehr gelockertes Gefüge; doch hebt sie sich durch dunkler gefärbte, dicht aneinander im Kreise gelagerte Kerne sowie kompaktere Plasmazüge von dem lockeren Bindegewebe der Umgebung deutlich ab. Wenn wir nun diese Serie weiter rostral verfolgen, so können wir von dieser Prämandibularhöhle aus eine Zellgruppe lateral und dorsal hinziehen sehen bis zur Mandibularhöhle. Dies sehen wir in Fig. 3.

Das Hirn ist wegen der Kopfbeuge zweimal angeschnitten. Die Prämandibularhöhle zeigt hier eine dreieckige Gestalt, ist deutlich vom Mesenchym und dem Mesektoderm zu scheiden. Im Innern besteht kein Lumen, wohl aber eine lichte Stelle. Dorsal davon grenzt sie unmittelbar an die Mandibularhöhle, deren Wand auf diesem Bilde mit *M* bezeichnet ist. Auf dem nächsten Schnitt ist die Höhlung mitten in diesem Zellkomplex angeschnitten.

Auf Sagittalschnitten hatte ich im ersten Teil die Prämandibularhöhle bis zum Stadium 20 beschrieben. Ein ähnliches Bild vom gleichen Stadium, aber mit nicht so gut ausgebildeter Höhle, gibt Fig. H' wieder. Auf einem Medianschnitt vom Stadium 26 (Fig. C' 1) treffen wir unmittelbar vor der Chorda eine kleine Blase mit deutlichem Lumen. Die Kerne sind so regelmäßig wie in einem typischen Epithel angeordnet (Fig. C 1 *P*).

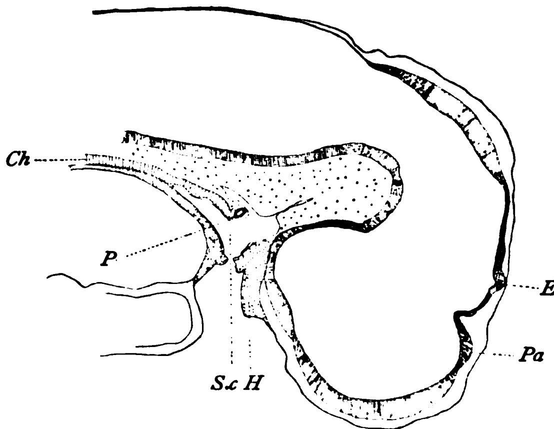


Fig. C' 1.

Unter diesem „entodermalen Zwischenstück" (DOHRN) befindet sich der Sinus cephalicus *S.c.* in den dorsal wie ventral von der Chorda ein Gefäß einmündet. Ein drittes Gefäß zieht vom Sinus cephalicus rostral in das Mesenchym zwischen das geknickte Hirnrohr. Im Präparat ist ein Riß kaudal von der Hypophyse *H*, wobei

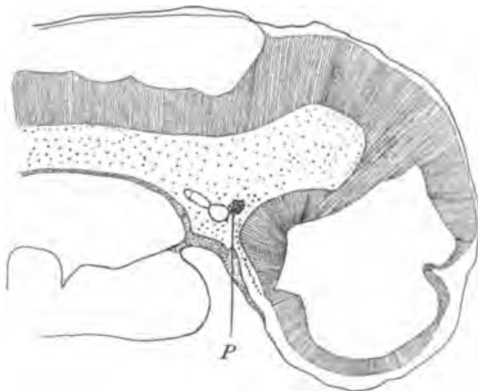


Fig. C' 2.



Fig. C' 3.

Fig. C' 1—3. Längsschnitte vom Stadium 26. Vergr. 125fach, auf 1/8 verkleinert.

auch die Sinuswand gerissen ist. Die Chorda ist auf der Zeichnung zum Teil aus einem Nachbarschnitt ergänzt. Wenn wir nun die Prämandibularhöhle in dieser Serie lateral verfolgen, so finden wir sie zunächst dorsal von einem Gefäß nahe der Hirnwand (Fig. C' 2). Eine Höhle ist in diesem Zellkomplex nicht vorhanden, der von seiner Umgebung durch die dichtere Zellage sich stark abhebt. Noch weiter lateral ist diese Zellmasse (*) unter ein Gefäß geraten, durch welches es von der Mandibularhöhle getrennt ist (Fig. C 3). Auf dem folgenden Schnitt ist diese von der Prämandibularhöhle stammende Zellmasse nicht mehr von der

Mandibularhöhle abzugrenzen (Fig. 4 b). Auf Fig. 4 a endlich ist der Zusammenhang dieser eben beschriebenen Zellmasse unter dem Gefäß mit der rostral vom Gefäß liegenden Prämandibularhöhle ersichtlich. Die letztere Figur entstammt ebenfalls der gleichen Serie wie die übrigen Bilder, nur von der anderen Hälfte des Embryos. Hier ist noch eine typische Höhle in der Prämandibularmasse und von dieser ausgehend kann man einen Zellkomplex kaudal hinziehen sehen, der dorsal durch ein Gefäß von der Mandibularhöhle, ventral durch einen lichten Streifen von den Mesektodermzellen (*Mes*) getrennt ist. Die Prämandibularmasse zieht also von der Spitze der Chorda in der Mediane lateral immer dorsal und schließlich rostral vom Gefäß bis etwa zum Ursprung des Opticus. Hier an ihrem Ende steht sie mit einer etwa senkrecht dazu hinziehenden Zellmasse im Zusammenhang, die zunächst durch ein Seitengefäß von der Mandibularhöhle getrennt, schließlich mit derselben sich verbindet.

Ich möchte auf Grund dieser Beobachtung und der früher geschilderten Entstehungsweise gleich hier die Auffassung aussprechen, daß die Prämandibularhöhle einem Somiten entspricht, dessen Seitenplatte sich mit der Mandibularhöhle vereinigt. Von den Prämandibularhöhlen selbst ist im Stadium 30 nichts mehr aufzufinden, dagegen ist ein Zellkomplex rostral an der medialen Seite der Mandibularhöhle angelagert. In dem medialen Schnitt (Fig. D' 1) ist diese Zellmasse, die ich für die Seitenplatte von der Prämandibularhöhle anspreche und als ersten Hyposomiten bezeichnen möchte, durch einen hellen Spalt von der Mandibularhöhle getrennt. Ventral reiten diese beiden Gebilde auf einem Gefäß *V*. Auf dem lateralen Nebenschnitt ist in der dorsalen Partie eine Trennung der Mandibularhöhlenwand und der vorgelagerten Zellmasse des ersten Hyposomiten nicht mehr möglich; hier hat also schon die Verschmelzung stattgefunden, während ventral ein deutlicher Spalt noch erkennbar ist (Fig. D' 2).

Bei einem Embryo von 18 mm, den ich nach äußerer Beobachtung dem Stadium 32 zuteilte, fanden sich insofern noch weniger ausgebildete Verhältnisse in dem uns hier beschäftigenden Teile, als ein Zellkomplex vorhanden war, welcher der oben geschilderten und in Fig. C' 2 abgebildeten Prämandibularmasse völlig entsprach. Auf den ersten Blick hielt ich diese Masse für ein von Blut durchtränktes Gewebe, doch überzeugte ich mich bald, daß diese dunklen Kerne nicht Blutkörperchen angehören, sondern pyknotische Kerne degenerierender Zellen waren. Kerntrümmer, pathologische verklumpte Kerne, sehr kleine und sehr große Zellen wurden ferner gesehen, so daß ich nicht im Zweifel bin, daß ich hier das Zwischenstadium vor mir habe, welches das Zugrundegehen der Prämandibularhöhlenmasse zeigt.

Dort wo dieser Zellkomplex in die Nähe der Mandibularhöhle gelangt, fehlen die Degenerationserscheinungen vollständig. Von der Mandibularhöhle war die

eben geschilderte Prämandibularmasse wieder durch dasselbe Gefäß getrennt, reichte aber auf der rostralen Seite derselben weiter dorsal.

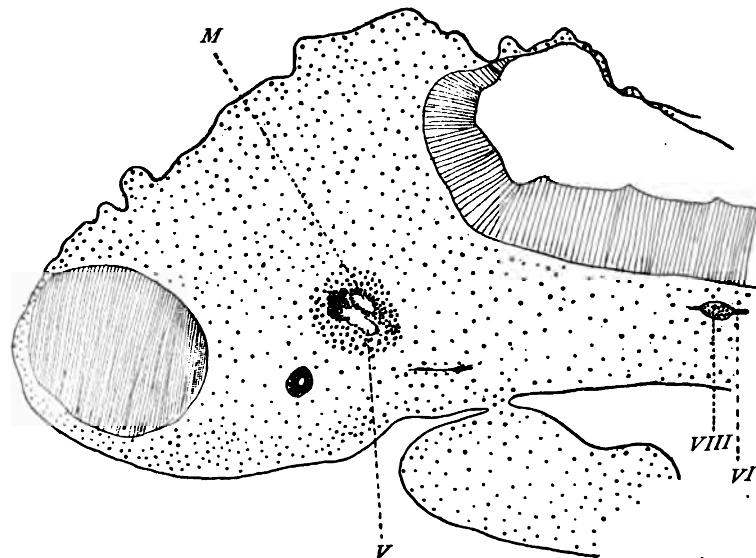


Fig. D' 1.

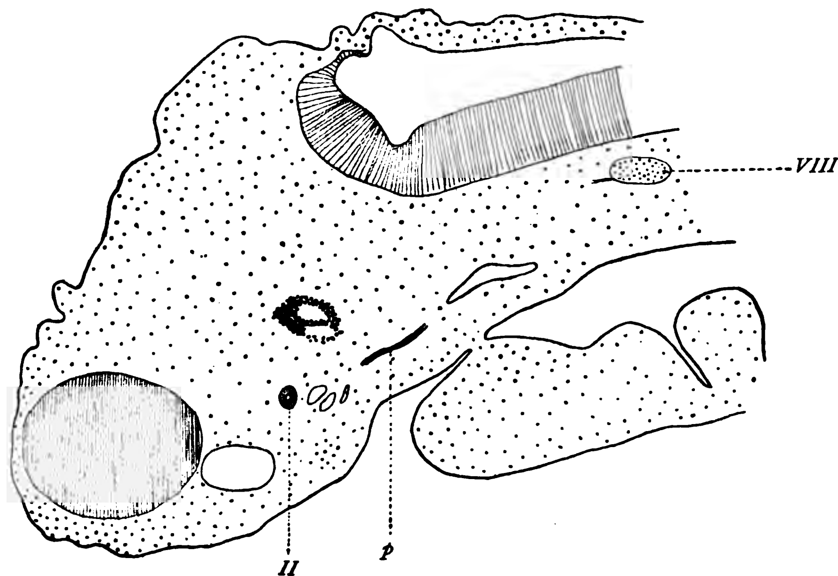


Fig. D' 2.

Fig. D' 1 und 2. Zwei benachbarte Längsschnitte vom Stadium 30. Vergr. 125fach, auf $^1/_3$ verkleinert.

In Fig. 5 ist ein Schnitt durch diese eben geschilderte Masse wiedergegeben. Natürlich konnten nicht alle Degenerationsbilder auf einmal angetroffen werden, doch der ganze Charakter mit den dunklen Kernen ist ersichtlich. Je zwei von

diesen sind oft durch lange feine Chromatinfäden miteinander verbunden. Ferner sieht man Kerne in Semmelform, die auf amitotische Teilung schließen lassen. Auch ganz große blasse Kerne sind abgebildet, doch kommt die Mannigfaltigkeit der Degenerationserscheinungen durch die harte und grobe lithographische Reproduktion nicht so deutlich wie es im Präparat ersichtlich ist, zutage.

Auf einem Horizontalschnitt dieses gleichen Stadiums sieht man in Fig. 6 rostral vor der Mandibularhöhle, durch einen lichten Streifen getrennt, ein Blastem, das von der Hypophysengegend zum Auge sich erstreckt. Es ist dies natürlich das nämliche Gebilde, das wir vorhin im Sagittalschnitt, als von der Mandibularmasse abgeleitet, beschrieben haben.

Es ist natürlich von entscheidender Wichtigkeit, zu erfahren, ob diese vorgelagerte Prämandibularmasse, die im Verhältnis zur Mandibularmasse so verschwindend klein ist, tatsächlich vom Oculomotorius innerviert wird und sämtliche von ihm versorgten Muskeln liefert. Es muß dies von vornherein unwahrscheinlich erscheinen in Anbetracht der Massenverhältnisse dieser zwei Gebilde.

In der zuletzt geschilderten Längsschnittserie des Stadiums 32 zieht der Oculomotorius in der Richtung auf die Mandibularmasse, dringt aber nicht in sie ein, sondern splittert sich kurz vorher dendritenartig auf, erreicht also noch nicht sein Insertionsgebiet. Im Stadium 26 und 30 war der Oculomotorius nicht nachweisbar.

In einem nur wenig älteren Stadium als das vorhin beschriebene Stadium 32 können wir den Oculomotorius ganz bis zum Eintritt in die Mandibularhöhlenwand verfolgen (Fig. B'). Und zwar tritt er dorsal in die fast durchgängig ein- bis zweischichtige Blase ein. Die Mandibularhöhle erstreckt sich etwa 180 μ in latero-medialer Richtung. Die Innervation erfolgt von der Mitte aus gerechnet zwischen dem ersten und zweiten Viertel.

Sind nun diese Zellen, die der Nerv versorgt, Abkömmlinge der Prämandibularmasse? Ein kleiner Teil von wenigen vorgelagerten Zellen dorsal vom Gefäß, die wir in Fig. D' beim jüngeren Stadium von der Prämandibularmasse abgeleitet haben, ist auch hier vorhanden. Daß der Rest in die Mandibularhöhle aufgegangen ist, hat nichts Unwahrscheinliches, doch müssen diese Zellen immerhin eine ganz unbedeutende Rolle spielen gegenüber den ursprünglichen Zellen der Mandibularhöhle. Jedenfalls können sie, glaube ich, nicht die Mandibularzellen völlig verdrängt haben, die von den jüngsten Stadien an die Kuppe gebildet haben.

Daher glaube ich, daß, wenn auch Prämandibularzellen sich mit der Mandibularmasse vereinigt haben, nicht deswegen der Oculomotorius die Mandibularhöhle innerviert, sondern daß er ganz primär der zugehörige Nerv ist. Dies ergibt sich, außer durch die naive Betrachtung, auch durch folgende Ueberlegung. Aus dem

rostralsten Teil der Mandibularhöhle entwickelt sich der Musc. obliquus superior, also ein vom Trochlearis innervierter Muskel. Die Zellmasse, woraus er sich entwickelt, glaube ich aus der Prämandibularmasse ableiten zu können. Exakt beweisen kann ich diese Behauptung freilich nicht, weil bei der Muskelbildung die Mandibularhöhle schon mesenchymatös war, also die Muskelbildung nicht so scharf wie bei Selachiern verfolgt werden kann; aber aus der Topographie der Gebilde ergibt es sich, daß zur Bildung des Musc. obliquus superior wie bei Selachiern so auch bei Hypogeophis dieser Abschnitt der Mandibularhöhle verwendet wird.

Es findet nämlich bei der Streckung des Kopfes, wie oben schon angedeutet wurde, nach dem Stadium 35 ein Ausgleich für die starke Hirnbeuge in der Weise statt, daß im vorderen Hirnabschnitt eine der ursprünglichen entgegengesetzte Knickung erfolgt. Man erkennt am leichtesten diese Bewegung aus dem Verhältnis von Auge und Nasenloch: Während letzteres zunächst ventral und sogar etwas kaudal vom Auge sich befindet (Stadium 30), sehen wir im Laufe der Entwicklung das Nasenloch rostral und dorsal sich verlagern, bis es seine definitive Stellung vor dem Auge erreicht hat. Außer an BRAUERS Oberflächenbildern kann man natürlich auch auf Sagittalschnitten diesen vorderen Knickungsprozeß demonstrieren, was, um keine neuen Bilder zu geben, schon durch den Vergleich von der Fig. C' 1 und R möglich ist. Die im Stadium 26 senkrecht stehende Hypophyse liegt im Stadium 45 wagerecht, die rostral gerichtete Epiphyse (*E*) wird nunmehr eine dorsale Lage einnehmen. Es würde mich zu weit führen, hier im einzelnen auf die Hirnentwicklung einzugehen und ich begnüge mich mit diesen Andeutungen, die genügen, um zu zeigen, daß das Auge um etwa 90^0 sich um seine Längsachse gedreht haben muß. Und mit ihm ebenso die unmittelbar angrenzende Mandibularhöhle, deren ursprünglich ventrale Wand nunmehr die rostrale geworden ist. Ventral legten sich an die Mandibularhöhle der Stadien 26—30 die Prämandibularzellen an; aus der rostralen Mandibularwand der Stadien 38—41 bildet sich der M. obliquus superior. Dazwischen liegt der Knickungsprozeß. Und daher bin ich zur Auffassung gekommen, daß die Prämandibularzellen zur Bildung des M. obliquus superior verwandt werden. Wie wir sehen, gehen die Prämandibularhöhlen zum größten Teil zugrunde, nur ein blastemartiger, senkrecht zur Hauptmasse ziehender Teil bleibt erhalten, den ich für den Hyposomiten der Prämandibularhöhlen oder der ersten Episomiten anspreche. Daher sehe ich in dem M. obliquus superior wie DOHRN einen visceralen Muskel und dementsprechend halte ich auch den Trochlearis für einen Seitenhornnerven wie SEWERTZOFF und DOHRN. Dagegen halte ich die Mandibularhöhle mit der Mehrzahl der Autoren für den 2. Somiten, aber ich sehe den Oculomotorius als zugehörigen ventralen Nerven dieses 2. Kopfsomiten an, während er stets dem ersten Kopfmetamer zuge-

sprochen wurde, wohin er ja auch entsprechend seiner Austrittsstelle aus dem Hirn zugerechnet werden muß.

Natürlich ist bei dieser schwierigen Untersuchung nach der Herkunft dieser kleinen Muskeln ein Irrtum niemals ganz auszuschließen und auch ich bin über Einzelheiten mit der Entstehungsweise nicht ganz ins klare zu gekommen. Aber durch immer erneute Untersuchung an weiteren Serien ist mir die Innervation der Mandibularhöhle durch den Oculomotorius zur vollen Gewißheit geworden. Auf Grund davon dieses Gebilde als Prämandibularhöhle anzusprechen, ist kaum angängig, denn es entspricht nach Form, Lage und Entstehungsweise der Mandibularhöhle der übrigen Wirbeltiere, ebenso wie der dahinter gelagerte 3. Somit und die Prämandibularhöhle, wie wir sie im ersten Teil beschrieben, völlig den entsprechenden Gebilden bei Selachiern gleichen. Man könnte annehmen, daß der Oculomotorius ursprünglich der motorische Nerv des 1. Somiten, nach dessen Untergang oder bei dessen teilweiser Verschmelzung mit dem nächstfolgenden zur Innervation der Mandibularhöhle gelangt sei.

Das halte ich deshalb für unwahrscheinlich, weil der Oculomotorius zu einer Zeit (Stadium 32, Fig. B[1]), wo ein Teil der Prämandibularhöhle erhalten ist, direkt bei seinem Entstehen auf die Mandibularhöhle zustrebt.

Seine Mächtigkeit steht im guten Verhältnis zur Mandibularhöhle, ebenso wie die des Trochlearis zu dem Prämandibularrest.

Wenn ich daher den Oculomotorius als den zur Mandibularhöhle primär zugehörigen Nerven betrachte, so ist es nicht möglich, dies mit den Tatsachen in Einklang zu bringen, die bei Selachiern und anderen Tieren von zahlreichen Forschern einwandsfrei beobachtet worden sind. Nichts liegt mir ferner, als durch Deuteln fremder Ergebnisse ein einheitliches Schema herstellen zu wollen. Dazu bedarf es, glaube ich, vollständiger Beobachtungsreihen an verschiedenen Objekten. Nur einige Punkte möchte ich aus der Literatur hervorheben.

Es ist nicht meine Absicht, auf die Literatur näher einzugehen, besonders da vortreffliche kritische Zusammenfassungen vorliegen (z. B. NEAL, KOLTZOFF. FILATOFF).

Die von mir bei Hypogeophis beobachteten Tatsachen stimmen nicht überein mit den Daten anderer Forscher bei anderen Formen. Doch möchte ich bemerken, daß außer bei Selachiern nirgends die Innervation der Kopfhöhlen und aus diesen die Augenentwicklung genau verfolgt werden konnte. Bei Petromyzon z. B. schließt KOLTZOFF aus der Innervierung der Muskeln, die auch schon nur mit Mühe und nur zum Teil festgestellt werden konnte, auf ihren metameren Ursprung.

Auch bei Emys liegen keine positiven Beobachtungen darüber vor, sondern es heißt da: „Es ist deshalb das Natürlichste, vorauszusetzen, daß die Anlage des voneinander noch nicht getrennten M. obliquus infer., M. rectus infer. und M.

externus der unteren Anlage, *rrob*, der sie ihrer Lage nach am meisten entsprechen, ihren Ursprung verdanken" (FILATÖFF, p. 362).

Also auch hier ein Tasten und ein Versuch, die trotz penibelster Untersuchung nicht völlig zu analysierenden Vorgänge auf ein Schema zurückzuführen. Dieses Schema stammt von der bahnbrechenden Arbeit von VAN WIJHE, dem die Autoren, mit mancherlei Modifikationen freilich, im großen und ganzen folgten. VAN WIJHE untersuchte die Selachier.

Nach diesem Forscher sind die drei Augenmuskelnerven ventralen Spinalnerven homolog und innervieren drei aufeinanderfolgende Kopfhöhlen, die den Rumpfmyotomen entsprechen. Also aus der Prämandibularhöhle entstehen die vom Oculomotorius versorgten Muskeln, aus der viel mächtigeren Mandibularhöhle dagegen nur der Obliquus superior und vom 3. Somiten der Rectus externus.

Dagegen hat DOHRN in seiner 23. Studie nachgewiesen, daß außer dem Obliquus superior noch ein Teil des Rectus externus von der Mandibularhöhle stammt.

KOLTZOFF glaubt, daß bei Petromyzon aus dem 3. Somiten zwei Muskeln entstehen: der Rectus externus und der M. rectus inferior. FÜRBRINGER homologisiert diesen Rectus inferior, der vom Abducens innerviert wird, mit dem Rectus inferior der Selachier, der vom Oculomotorius versorgt wird. M. FÜRBRINGER hält dies für eine „nachahmende Homodynamie", die durch eine Verschiebung aus einem Metamer in das folgende entstanden wäre. KOLTZOFF widerspricht dieser Auffassung, weil „man dann annehmen müßte, daß der N. oculomotorius und der N. abducens zweien benachbarten Segmenten angehören" (p. 343). Diese „durchaus willkürliche Hypothese" erscheint mir nach meinen Befunden bei Hypogeophis wahrscheinlicher als die Annahme von P. FÜRBRINGER und KOLTZOFF, daß der Rectus externus der Gnathostomen bei Petromyzon in zwei getrennte Muskeln zerfallen sei, denn da müßte der Rectus inferior bei Selachiern eine Neubildung sein.

Wir sehen somit, daß gegen das Schema von VAN WIJHE verschiedene Tatsachen angeführt werden können. Und fast sieht es so aus, als ob die so konstant in der Wirbeltierreihe vorkommenden sechs Augenmuskeln einander nicht homolog wären. Trotzdem glaube ich, daß dies wahrscheinlich der Fall sei und daß die Verschiedenheiten vielleicht durch Unterschiede in der Segmentierung und Verschmelzung des Kopfmesoderms gelegen sein könnten.

So beschreibt DOHRN einen Zusammenhang der Prämandibularhöhlen mit den Mandibularhöhlen bei zwei Embryonen von Scyllium catulus.

Ferner hat DOHRN wiederholt auf „die metamerische Zusammengehörigkeit der hinteren Abschnitte der Prämandibularmasse mit den vorderen der Mandi-

bularhöhlen" hingewiesen (p. 126). Aus diesem vordersten Abschnitt der Mandibularhöhle entwickelt sich der Obliquus superior. Und DOHRN hat gezeigt; „daß von Anfang an zwischen diesen vordersten Partien der Mandibularhöhlen und demjenigen Teil der Chordaanlage, welcher nachher völlig in den Zellverband der Prämandibularmasse einbezogen bleibt, genetische Beziehungen bestehen, daß also ein Teil der von Haus aus zusammengehörenden Elemente von aus gleichen Querebenen entstehenden Mesodermbildungen bei weiterer Entwicklung der Mandibularhöhle einverleibt wird, während der andere Teil der Prämandibularmasse verbleibt. Wir werden somit darüber aufgeklärt werden, wie es zu der Sonderung der den M. obliquus superior bildenden Zellen von der Mandibularhöhle kommt und werden endlich den morphologischen Wert dieses Muskels und damit auch Antworten auf andere morphologische Fragen feststellen können, welche bisher durchaus dunkel blieben und zu den abenteuerlichsten und ungereimtesten Hypothesen (primordiales Ueberwandern des Zellmaterials von einem Antimer ins andere) verführt haben", p. 122. DOHRN „begnügt sich zunächst mit diesen Andeutungen" und ist auch in seiner späteren Studie über den Trochlearis nicht darauf zurückgekommen.

Ich habe das Zitat so ausführlich wiedergegeben, um dem Leser den Entscheid zu überlassen, ob DOHRN andeuten wollte, daß der Obliquus superior eigentlich zur Prämandibularmasse gehöre. In seiner letzten Studie erklärt er, wie SEWERTZOFF, den Trochlearis als Seitenhornnerven und den Obliquus superior als „dorsalen Visceralmuskel".

Die dorsalen Ganglien und Nerven.

Der Trigeminus.

Die Entstehungsweise des ersten Trigeminus- oder Ophthalmicusganglion ausschließlich aus der Plakode sowie die des zweiten oder eigentlichen Trigeminusganglion nur aus der Ganglienleiste hat BRAUER 1904 ausführlich geschildert. Seine Befunde wurden von GAST (1909) und von mir (1909) unabhängig voneinander bestätigt, so daß der Einwand von GREIL als hinfällig betrachtet werden muß.

Ueber die Nerven des Ganglion maxillo-mandibulare ist nichts Besonderes zu bemerken, dagegen kann ich die Angaben der früheren Autoren (WIEDERSHEIM, WALDSCHMIDT, BURCKHARDT) für die Nerven des Ophthalmicusganglion erweitern.

Außer einem starken N. ophthalmicus profundus existiert nämlich ein stattlicher N. dorsalis (*d*), der bald nach Verlassen des Ganglions steil dorsal verläuft

und in der Haut an der Oberseite des Kopfes endigt. Er macht in diesen Stadien den Eindruck eines selbständigen Trigeminusstammes. Kurz nach Verlassen des Schädels gibt er einen starken Ast ab, der dorsolateral und kaudal verläuft. Bald darauf gibt er einen zweiten, mehr medial verlaufenden Ast ab (Fig. E'). Einen ähnlichen Verlauf hat der von PINKUS bei Protopterus beschriebene erste Zweig des Ophthalmicus (p. 296), nur daß dieser sich rostral wendet. Der Ophthalmicus profundus *op* selbst zieht über dem Auge, lateral am Schädel angeschmiegt nach vorne. Wenn er eben beim Auge vorbei ist, sendet er einen ziemlich starken anastomotischen Ast zum N. ophthalmicus superficialis des Facialis, der dadurch im Stadium 40 etwa verdoppelt wird. Die Lage der beiden N.

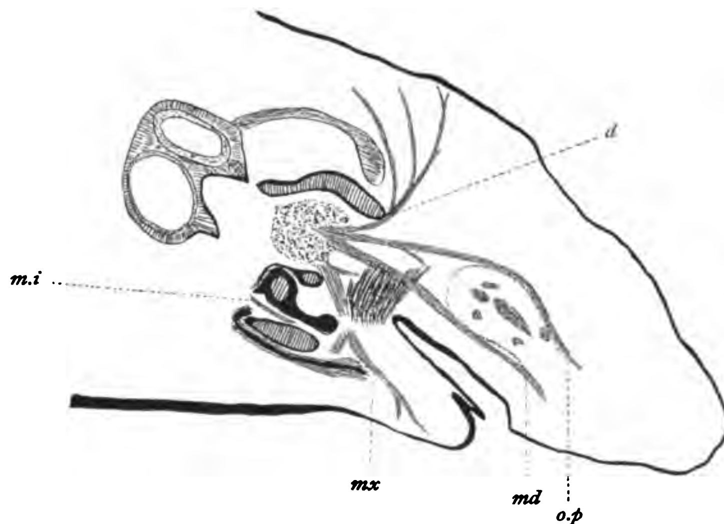


Fig. E'. Längsschnitt vom Stadium 45 nur wenig aus Nachbarschnitten ergänzt. Das Trigeminusganglion punktiert. Knorpel schraffiert. Knochen schwarz. Vergr. 95fach, auf $^1/_2$ verkleinert.

ophthalmici zueinander zeigt Fig. U und V ebenso wie ihre Stärke, bevor die Anastomose vom N. ophthalmicus profundus erfolgt ist. In jüngeren Stadien ist das Verhältnis der beiden Komponenten des oberflächlichen Nerven ein ganz anderes. Im Stadium 39 schon ist der Anteil des Trigeminus sehr viel größer und im Stadium 36 ist der N. ophthalmicus superficialis, der vom Facialis bis zu dieser Gegend vor dem Auge reicht, verschwindend klein, eben noch als kleinstes Fäserchen zu erkennen, während der Trigeminuszweig, der sich mit ihm verbindet und fortan den N. ophthalmicus superficialis bildet, ein starker Nerv von etwa dreifachem Durchmesser ist. In jüngeren Stadien sind die Nerven nicht genügend differenziert, um so weit verfolgt zu werden. Aber aus dem oben geschilderten Verhalten kann man, glaube ich, schon den Schluß ziehen, daß der Facialis-ophthalmicus ursprünglich nur bis zur Augengegend reichte, während die rostral

davon gelegene Partie vom N. ophthalmicus superficialis trigemini innerviert wurde. Eine Anastomose verband diese beiden Zweige, späterhin verstärkte sich der Facialisanteil und der N. ophthalmicus superficialis trigemini als eigener Nerv blieb nur noch vorhanden als eine Anastomose vom N. ophthalmicus profundus zum N. ophthalmicus superficialis.

Vom Ophthalmicusganglion gehen außerdem noch sympathische Faserzüge kaudal zum Facialisganglion und dann offenbar weiter als N. recurrens facialis an der Ohrkapsel lateral vorbei in das erste große Sympathicusganglion, welches medial an dem kaudalen Ende des Vagusganglions gelegen ist (Fig. G').

Der Facialis und Acusticus

entsteht, wie im ersten Teil beschrieben wurde, ähnlich wie der Trigeminus teils aus der Plakode, teils aus der Ganglienleiste.

Und zwar liegt der Ganglienleistenfacialis vor und über dem Plakodenfacialis, aus welchem letzteren sich offenbar das Ganglion des N. hyomandibularis entwickelt. Die Wurzel dieses Ganglion entspringt aus der Mitte der Hirnwand, also bedeutend ventral von den übrigen Wurzeln des Facialis, die ganz dorsal aus dem Hirn austreten. Das Ganglion hyomandibulare unterscheidet sich auch durch die Lage vom übrigen Ganglienkomplex. Denn es liegt extrakraniell schon im Stadium 39 (Fig. 7 a, Taf. 24). Das auf dem Bild getroffene, dorsal gelegene Ganglion gehört zum Acusticus. Verfolgt man die Serie rostral, so sieht man, wie das Ganglion hyomandibulare in das Ganglion des N. palatinus übergeht, dessen Wurzel wiederum dorsal wie die des Acusticus entspringt (Fig. 7 b). An dieses Ganglion schließt sich ventral und etwas dorsal der Ganglionabschnitt für den N. ophthalmicus superficialis, welcher, wie wir sahen, etwas lateral und dorsal vom N. ophthalmicus profundus verläuft und von dem er eine Anastomose erhält. (Auf Rek. 9 war diese nicht nachweisbar.)

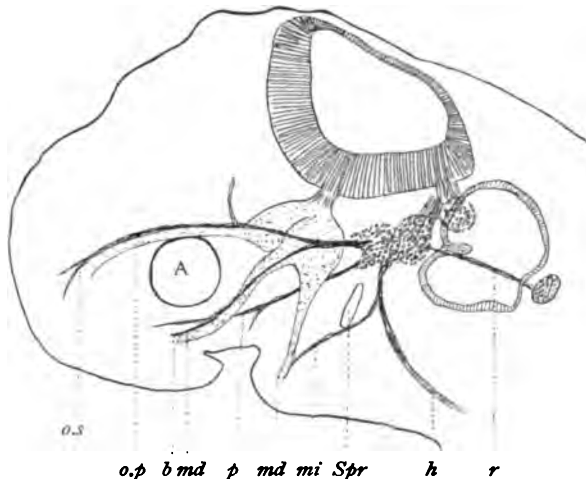


Fig. F'. Rekonstruktion vom Trigeminus (punktiert) und Facialis gestrichelt nach einer sagittalen Serie vom Stadium 37. Vergr. 95fach, auf 1/2 verkleinert.

Einen gemeinsamen Stamm mit dem N. ophthalmicus superficialis bildet der N. buccalis (*b*), der mit dem N. mandibularis (*md*) verläuft und den ich oft nicht davon zu trennen vermochte (Fig. F').

Am weitesten medial läuft der Nervus palatinus (*p*), der weit rostral unter dem Opticus hinzieht und ventral einen Ast zum Gaumen abgibt.

Der Nervus hyomandibularis (*h*) zieht abwärts und dann stärker kaudal. Seinen Verlauf in einer halben Spiraltour um den knorpeligen Kiemenbogen habe ich schon im ersten Teil beschrieben, ebenso wie den R. mandibularis internus, die Chorda tympani (*m.i*). Auf der Fig. F' sieht man sehr gut, wie dieser Ast unter dem Spritzloch (*Spr*) hin zum N. mandibularis trigenmini zieht. Die Chorda tympani ist also auch bei Gymnophionen ein Ast des posttrematischen Facialis, ebenso wie bei allen anderen Tieren (BENDER).

In Fig. E' sehen wir sie im Stadium 45. Sie zieht innerhalb des sich bildenden Unterkiefers unter dem Gelenk zum 3. Trigeminusstamm. Auf Querschnitten des erwachsenen Tieres kann man sich leicht überzeugen, daß sie in einem Kanal nicht weit von der Oberfläche an der Medianseite des Unterkiefers verläuft.

Der Octavus bildet, wie aus den Rekonstruktionen ersichtlich, 2 Ganglien, die ineinander übergehen. Das kraniale hat dorsal entspringende Wurzeln und liegt selbst auch dorsaler als das hintere, welches bei weiterer Entwicklung und Ausdehnung der Ohrkapsel immer mehr abwärts verdrängt wird. Auch von diesem Ganglion entspringen die Wurzeln dorsal, doch kommen auch tiefere vor, besonders in späteren Stadien. Ob dies Variationen oder gesetzmäßige Entwicklungsprozesse sind, habe ich nicht näher untersucht. Jedenfalls sind auch die tiefer entspringenden Wurzeln nie so ventral wie die des Abducens.

BURCKHARDT hat bei Ichthyophis 4 Octavuswurzeln beschrieben und abgebildet in Fig. 35.

Es erscheint mir nicht unmöglich, daß die von ihm mit VIII_4 bezeichnete Wurzel der Abducens sei, was natürlich nur durch genaue Weiterverfolgung rostral in der Serie entschieden werden könnte.

Vagus und Lateralis.

Die Vagusgruppe entspringt aus 8—10 Wurzeln, die nicht alle völlig in gleicher Höhe dorsal aus dem Hirn treten, Rek. 9.

Bei Ichthyophis beschreibt BURCKHARDT ebenfalls 3 zum Glossopharyngeus und 7 zum Vagus zugehörige Wurzeln.

Die Kiemenbogennerven besitzen je ein epibranchiales Ganglion. Dorsal davon finden sich auch starke Epidermisverdickungen, in die Nervenäste hineinziehen: die „Kiemenspaltenorgane".

Auf Längsschnitten kann man vor einem großen Ganglienkomplex zwei einzelne isolierte Ganglien unterscheiden, die als Glossopharyngeus IX und 1. Vagusganglion (X 1) bezeichnet werden müssen (Rek. 8).

Medial vom Glossopharyngeusganglion ist das schon vorhin beschriebene als Ganglion *z* bezeichnete Gebilde vorgelagert.

Medial und etwas kaudal vom hinteren Vaguskomplex ist das große sympathische 1. Rumpfganglion, das mit dem 1. Spinalnerven, der nur eine ventrale Wurzel besitzt, in Zusammenhang steht. Um mir Klarheit von all diesen Verhältnissen zu verschaffen, habe ich mir von diesen Gebilden ein Wachsmodell angefertigt und habe so die eben angeführten Befunde erheben können. Wie schon früher erwähnt, steht das sympathische Ganglion nur durch ganz geringfügige Nervenfasern mit dem Vagus in Verbindung, während der Hauptstamm daran vorbei zum Facialis zieht. Meine Schilderung steht in Widerspruch mit der Angabe von BURCKHARDT (91): „Bei Ichthyophis läßt sich in dem 3. Stadium die Abschnürung eines Ganglion beobachten, welches vom Vagus in ventraler Richtung nach hinten sich ablöst: es wird später zu einem sympathischen, welches, ventral von dem mächtig entwickelten hinteren Teile des Vagusganglions liegend, mit ihm durch einen starken Nervenstamm verbunden ist“ (p. 397).

Außer dem 3. Kiemenbogennerven geht vom Glossopharyngeus ein recht median gelegener N. palatinus unter dem Gefäß rostral.

Der 4. Kiemenbogennerv aus dem Vagus I zieht zunächst rein lateral, dann scharf am Aortenbogen vorbei umknickend ventral (Fig. 37 im Beitrag I).

Von dem Vagusganglion habe ich feinste Zweige in den Sympathicus verfolgt.

Der Hauptstamm der Vagus verläuft zunächst seitlich am Oesophagus; er entsendet einen starken Ramus recurrens in den Unterkiefer. Der 1. und 2. Spinalnerv, zum N. hypobranchialis verbunden, befindet sich medial von ihm und ist dann beim Knick schwer abzugrenzen. Späterhin trennen sich die Nerven wieder ohne, wie ich glaube, anastomosiert zu haben (Rek. 9).

„Eine dem „Ramus lateralis“ vergleichbare Bildung vermochte ich nicht nachzuweisen“, schreibt WIEDERSHEIM (79, p. 63).

Dagegen gelang es mir, die alte Angabe FISCHERS (43) über den Ramus lateralis zu bestätigen, der diesen Ast vom 3. Spinalnerven ableitet. „Valde profundus enim is jacet, tectusque a trinis musculorum stratibus ab ipsis musculorum fibris est obvolutus“ (p. 44).

Es verläuft tatsächlich vom 3. Spinalnerven ein Ast medialwärts und senkt sich in den Muskel ein, wo er kaudal weithin zu verfolgen ist (Rek. 9, grün).

Ein tiefer Nervus lateralis existiert auch bei Petromyzon und bei Proteus (FISCHER). Dagegen verläuft der Nervus lateralis bei Salamandralarven nach HOFFMANNS Angaben oberflächlich unter der Haut. Doch ist dieses wohl kaum dem ersteren gleichzusetzen. Denn bei Hypogeophis finden sich außer den oben erwähnten tiefen N. lateralis noch eine Anzahl feinerer Nerven, die unmittelbar

unter der Haut verlaufen und die mit dem bei Salamandra homologisiert werden müssen. Im Anschluß an PINKUS wollen wir obere, mittlere und untere oberflächliche Lateralisnerven unterscheiden.

Von den N. laterales superficiales superiores und inferiores sind meistens auf jeder Seite nur einer vorhanden, im Gegensatz zu den N. laterales superficiales medii, von denen ich fast stets zwei auffinden konnte, den oberen dorsal, den unteren ventral von den Lymphherzen. Der obere verläuft immer in der Nähe der oberflächlichen Längsvene, in welche die intersegmentalen Lymphherzen einmünden. Alle diese oberflächlichen Lateralnerven erhalten von den Spinalnerven Anastomosen, während ich deren keine beim N. lateralis profundus beobachtet habe.

Auf der Fig. 8 sieht man alle diese geschilderten Lateralisäste. Es ist dies ein Querschnitt einer 5,2 cm langen Larve vom Stadium 45. Der Schnitt geht durch die Mitte des Sympathicusganglion 3 und schneidet die Lymphherzen eben an. Nach wenigen Schnitten rostral kann man den tiefen N. lateralis zum 3. Spinalnerven verfolgen. In einer anderen Larve des gleichen Stadiums ging der tiefe Ramus lateralis vom 2. Spinalnerven aus und war viele Segmente innerhalb der Kopfbeuger zu verfolgen. Vom Spinalis 3 geht in diesem Falle ebenfalls ein analoger Ast ab, der aber lateral vom ersteren außerhalb des Muskels verläuft. Ueber den weiteren Verlauf kann ich nichts aussagen, da nur der Kopf geschnitten war.

Der 1. Spinalnerv verbindet sich mit dem 2. zum Nervus hypobranchialis, was ja bei Urodelen auch die Regel ist.

Wenn wir nun die Nerven einer Hypogeophislarve vom Stadium 45 im Zusammenhang betrachten und mit der Abbildung bei WIEDERSHEIM von Ichthyophis und Siphonops bei WALDSCHMIDT vergleichen, so ergeben sich Unterschiede, welche sich kaum durch die Metamorphose und die Verschiedenheit der Art völlig erklären lassen.

Andererseits ist die Uebereinstimmung so groß, daß wir prinzipielle Unterschiede ausschließen dürfen. Zahlreiche feine Nerven (wie die Augenmuskelnerven) und Nervenäste (R. palatinus glossopharyngei und facialis etc.) konnten in Serien nachgewiesen werden, die sich mit der Technik vor 30 Jahren der Beobachtung entzogen.

Einen Vergleich mit diesen Autoren möchte ich auf später verschieben, wenn die Nerven des erwachsenen Tieres nebst Schädel und Muskeln geschildert sein werden. Nur das kann jetzt mit Sicherheit behauptet werden, daß die von WIEDERSHEIM mit X_1, XII und XII_1 bezeichneten Nerven reine Spinalnerven sind, und zwar ist wahrscheinlich X_1 der 2. Spinalnerv, vielleicht auch der erste. Es ist dies nicht eine einfache Namensfrage, sondern von Wichtigkeit für die Festsetzung der Kopfgrenze.

Ein unwesentlicher Artunterschied besteht in der Lage der Thyreoidea, die bei Hypogeophis dorsal von Spinal- wie Vagusästen liegt Rek. 9, während sie sich bei Ichthyophis zwischen 1. und 2. resp. 2. und 3. Spinalnerven befindet.

Eine außerordentliche Aehnlichkeit zeigt das Nervensystem von der Hypogeophislarve mit dem von Dipnoern, wie es z. B. von PINKUS für Protopterus beschrieben ist.

Bemerkenswert ist, glaube ich, folgendes von den geschilderten Befunden:

1. Beim Trigeminus das Vorhandensein eines R. ophthalmicus superficialis und dorsalis, welche, soweit ich die Literatur beherrsche, nicht einwandsfrei für Amphibien nachgewiesen sind.

2. Der Recurrens facialis gehört nicht dem Lateralis, sondern dem sympathischen System an, denn die Nerven gehen an den Ganglien der Vagusgruppe vorbei in das große sympathische Ganglion.

3. Der Abducens tritt in enge Beziehung zum Ganglion acustico-facialis.

4. Desgleichen der spino-occipitale Nerv *z* mit einem medianen Vagusganglionabschnitt.

5. Der Tentakel wird vom Ophthalmicus superf. des Facialis (sensibel) und vom Abducens (motorisch) innerviert.

6. Der Hyomandibularis und Mandibularis inf. sind sicherlich serial homologe Nerven; trotzdem wird das Ganglion der ersteren aus der Plakode, das des letzteren aus der Ganglienleiste geliefert.

7. Die Chorda tympani ist ein Ast des posttrematischen Facialis, weil sie unterhalb des Spritzloches verläuft.

Sympathicus.

In einem Vortrage, der in den Sitzungsberichten der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München 1909 erschienen ist, habe ich außer einigen Notizen über den Sympathicus bei Cyclostomen und Selachiern meine Befunde über die Entstehungsweise dieses Systems bei Hypogeophis als vorläufige Mitteilung publiziert. Ueber den Sympathicus bei Gymnophionen liegen außer den Bemerkungen von FISCHER und von BURCKHARDT nur die kurzen Angaben von WIEDERSHEIM (79) vor, „daß der seitlich am Rumpf gelagerte Grenzstrang des Sympathicus mit jedem Spinalnerven eine Verbindung eingeht, und daß sich im Laufe desselben eine, wie es scheint, auch in ihrer Form großen individuellen Schwankungen unterworfene Anzahl von Ganglien konstatieren läßt“ (p. 64).

Im Kopf hat WIEDERSHEIM zahlreiche Verbindungen mit den Gehirnnerven oder deren Ganglien festgestellt, so in ausgedehntem Maße mit seinen 3 Vaguszweigen, dem Facialis- und Trigeminusganglion. „Ich bemerke noch, daß hinter dem Facialis, etwas abwärts von der Stelle des Ganglions, der Sympathicus, nach-

dem er jenem einen Zweig erteilt, hindurchschlüpft, um sich ins Ganglion Gasseri einzusenken" (p. 63, WIEDERSHEIM 79).

Im großen und ganzen kann ich WIEDERSHEIMS Befunde bestätigen. Nur habe ich eine Verbindung mit dem Vagus nur in schwachem Maße im Larvenstadium 45 beobachten können, während meistens die Hauptmasse der sympathischen Fasern, wenn auch dicht am Vagusganglion angelagert, so doch deutlich von seinen Zellen zu sondern, als Recurrens des Facialis um die Ohrkapsel herum in das Facialisganglion hineinzieht.

Die Entstehungsweise des Sympathicus gehört streng genommen nicht zu meinem Thema, ich mußte aber darauf eingehen, um mit den Gehirnnerven ins klare zu kommen.

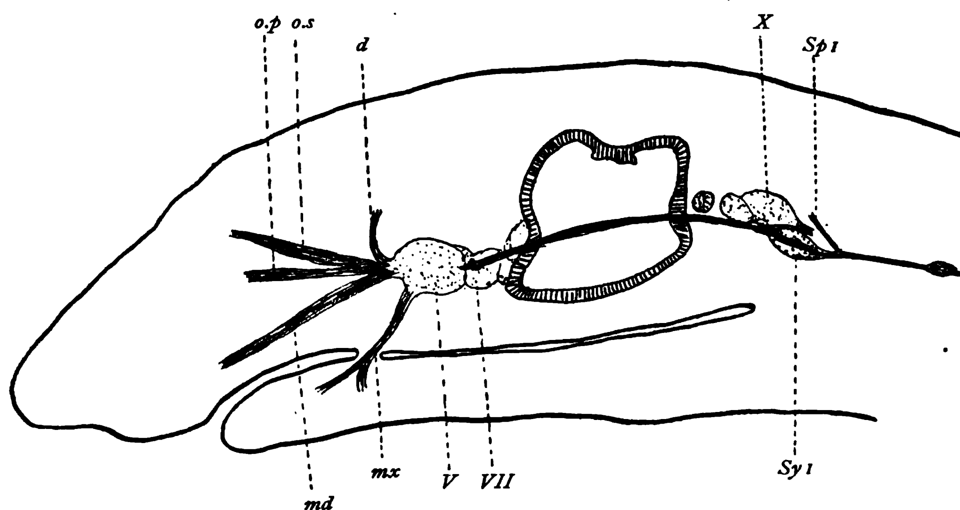


Fig. G'. Der sympathische Recurrens des Facialis. Rekonstruktion vom Stadium 46. Vergr. 75fach, auf 1/2 verkleinert.

Der Sympathicus entsteht als eine median gerichtete Zellanhäufung vom Spinalnerven aus. In einem Stadium 18—20, also zu einer Zeit, wo man zuerst Nerven deutlich erkennen kann, sieht man an einer bestimmten Stelle am ventralen Ast des Spinalnerven eine Gruppe von Zellen, die im Zusammenhang mit den Neurocyten stehen und sich deutlich durch intensivere Färbbarkeit und ihre dichte Lagerung von den unregelmäßig zerstreuten Mesenchymzellen unterscheiden.

Auf Fig. 9 sieht man dieses Auswachsen der Sympathicuszellen von dem Spinalnerven aus, doch ist nur ein Teil der Sympathicusanlage auf dem Schnitt getroffen, ein größerer Abschnitt ist medial erst auf dem folgenden Schnitt zu sehen.

Auf Fig. 10 sieht man die topographische Lage des auswachsenden Sympathicus bei schwächerer Vergrößerung. Sowohl Fig. 9 wie Fig. 10 stellen den

1. Spinalnerven dar, was deshalb so bemerkenswert ist, weil dieser Nerv kein Spinalganglion und keine dorsale Wurzel entwickelt.

Der Zellstrang der Sympathicusanlage wächst medianwärts vor, gegen die Dorsalseite der Aorta zustrebend. Dabei kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, daß der Sympathicus in einen Lymphraum seitlich der Aorta hineinwächst oder doch jedenfalls, daß er von Lymphgefäßen umspült ist.

Häufig beobachtete ich in jungen Stadien (22) der Sympathicusentwicklung, daß dieses Gebilde medial von einem lichten Hof umgeben ist. Der nächstliegende Gedanke ist, daß eine Schrumpfungserscheinung vorliegt, denn da, wo kein Hof vorhanden ist, ist der Sympathicus von besonders lockerem Mesenchym umgeben. Trotzdem glaube ich nicht, daß es sich nur um Kunstprodukte handelt, weil ich diesen Hof bis zu späteren Stadien 24—35 verfolgen konnte, und in diesem letzteren Stadium konnte ich ihn nun als intersegmentales Lymphgefäß identifizieren, welches von den periaortalen Lymphräumen zum Lymphherzen führt.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß der von mir erhobene Befund als ein primärer Zusammenhang von Sympathicus und Gefäßsystem aufgefaßt werden kann.

Ein solcher Zusammenhang (ob primärer Natur, lasse ich dahingestellt) existiert besonders ausgebildet im Schwanzteil, kaudal von der Urniere, doch muß ich mir die nähere Schilderung dieser Verhältnisse sowie des Glomus coccygeum auf eine spätere Gelegenheit versparen, da dies gar zu sehr aus dem Rahmen dieser Arbeit fällt.

Die Nebennierenentwicklung beginnt nach Brauers (1902) Angaben (p. 135) im Stadium 34, also sehr viel später als das Auftreten dieses problematischen Hofes um das Sympathicusganglion.

Es ist ferner bekannt, daß die Zellen des eigentlichen Sympathicusganglion die Nebennierenfunktion übernehmen können, und daher ist es wahrscheinlich, daß vor Ausbildung dieser Derivate, der Nebenniere, der Sympathicus selbst die „innere Sekretion", und zwar in das Gefäß-, wahrscheinlich in das Lymphsystem bewerkstelligt hat.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur weiteren Entwicklung des Sympathicus zurück.

Die medialen Enden des vom Spinalnerven ausgehenden Zellstranges vermehren sich in lebhafter Mitose und bilden kleine, dunkel gefärbte Zellklumpen, während die lateralen Partien Nervenfasern ausbilden, so daß ein faseriger R. communicans nunmehr die Verbindung von Spinalnerv und sympathischem Ganglion ausmacht. Diese existieren ursprünglich nur als segmental angeordnete isolierte Ganglien, die sich erst sekundär zunächst durch Zellreihen, späterhin durch eine faserige Längskommissur zum Grenzstrang verbinden.

Sekundär finden auch Verschmelzungen der ursprünglich rein segmental entstandenen Ganglien statt, und darauf dürften wahrscheinlich die von WIEDERSHEIM erwähnten individuellen Schwankungen zurückzuführen sein.

Regelmäßig sah ich das 2. sympathische Ganglion verschwinden. Schon im Stadium 41 war es nur ein kleines Gebilde im Verhältnis zu seinen Nachbarn, ein Verhalten, wie es schon im Stadium 34 (Rek. 8) erkannt werden konnte; und im Stadium 45 ging vom Spinalnerven 2 ein Ast in den Grenzstrang, ohne daß ein sympathisches Ganglion dort vorhanden wäre (Rek. 9). Offenbar ist also das große 1. sympathische Ganglion aus der Verschmelzung der beiden ersten hervorgegangen und rückt auch als Ganzes rostrad vor. Damit stimmt auch die vortreffliche Angabe von FISCHER (1843) über das „ganglion magnum ovatum" bei Coecilia überein: Quod quidem ganglion, quum alia duo subtilissima fila e Vago orientia nervosque duos primos cervicales excipiat, quinque nervorum format receptaculum, tantaeque est magnitudinis, quantam in nullo Reptilium nudorum genere Sympathici ganglia ostendunt (p. 43).

In der oben beschriebenen Serie ist auch das dem 3. Spinalnerven zugehörige sympathische Ganglion sehr groß (Fig. 8), während das 4. sehr klein ist und das 5., 6. und 7. fehlt. Konstant habe ich das erste und dritte sehr groß, das zweite fehlend gefunden, so auch bei erwachsenen Tieren. Bei einer Larve vom Stadium 47 fehlte das 4. und 5. sympathische Ganglion, während das 6. wieder sehr groß war. Sämtliche Spinalnerven entsenden Rr. viscerales in den Grenzstrang, also auch diejenigen, bei denen die Ganglien nicht mehr vorhanden sind.

Bisher wurde die Entwicklung des Sympathicus von einem Stadium geschildert, wo die Anlage mit Sicherheit als solche erkannt werden konnte. Wenn wir nun zu jüngeren Stadien zurückgreifen, um die Herkunft dieser ersten Sympathicuszellen zu ermitteln, so betreten wir ein Gebiet, wo rein morphologische Beobachtung nicht eindeutige Resultate liefert.

Zu einer Zeit, wann der Spinalnerv nur oben an der ventralen Wurzel differenziert ist, reicht die Ganglienleiste weit nach unten, so daß diese Wurzel völlig von Ganglienleistenzellen umgeben ist. An der ventralen Begrenzungslinie der Ganglienleiste ist oft im Intersegment ein vorspringender Buckel bemerkbar (Fig. 11). Ob dieses eine zufällige Bildung oder die Anlage des Sympathicus ist, lasse ich dahingestellt. Jedenfalls glaube ich, daß der Sympathicus aus Zellen der Ganglienleiste sich bildet. Denn auch die Neurocyten (KUPFFER) stammen aus dieser Quelle. Es ist allgemein bekannt, daß, wo die ventrale Wurzel aus dem Hirn austritt, eine Zellgruppe vorgelagert ist. Ich habe nun stets diese Zellen in jungen Stadien in plasmatischer Verbindung mit der Ganglienleiste gesehen, und zwar schon in Stadien, wo die Nervenbildung noch gar nicht begonnen hatte. In Fig. 12 ist ein Schnitt abgebildet von einem Embryo des Stadiums 16 von

33—34 Urwirbeln. Hier sieht man eben die ventrale Wurzel als feinen plasmatischen Strang aus dem Nervenrohr heraustreten. Die ventral von ihm liegende Zelle steht mit ihrem Zellleib in Verbindung mit der darüberliegenden, die wiederum kontinuierlich in die Ganglienleistenzellen übergeht. Das Sclerotom ist in diesem jungen Stadium noch gar nicht aufgelöst, sondern im Urwirbelverband.

So oft ich danach gesucht habe, niemals konnte ich Mitosen finden, die darauf schließen lassen, daß Zellen mit der ventralen Wurzel aus dem Nervenrohr heraustreten, und diese Zellgruppe an der Austrittsstelle der ventralen Wurzel bilden. Diese letztere Auffassung vertritt FRORIEP: Zellen, die mit der ventralen Wurzel das Nervenrohr verlassen, sollen den Sympathicus liefern. Bei meinem Objekt muß ich diese Entstehungsweise auf Grund der oben geschilderten Tatsachen entschieden in Abrede stellen. Auch bei Selachiern erscheint sie mir unwahrscheinlich, da ich bei Torpedo ähnliche Bilder wie die hier in Fig. 12 wiedergegebenen gesehen habe, von denen eins in meiner Mitteilung reproduziert worden ist, wo auch die betreffenden Stellen aus FRORIEPs Arbeiten wörtlich zitiert und besprochen worden sind.

Aus der Tatsache, daß der 1. Spinalnerv, der keine dorsale Wurzel und somit kein Spinalganglion besitzt, ein sympathisches Ganglion bildet, ergibt sich eindeutig die Widerlegung von zwei Hypothesen,

1) daß eine Vereinigung von dorsalem und ventralem Nerv notwendig ist zur Entstehung des Sympathicus (HOFFMANN 1901);

2) daß das sympathische Ganglion ein Derivat des Spinalganglion sei (ONODI, RABL, HELD, HIS jun.).

Dagegen stimmen meine Befunde mit den Ansichten der Autoren überein, welche den Sympathicus von den Neurocyten des Spinalnerven ableiten (BALFOUR 1877, p. 438; VAN WIJHE, SCHENK und BIRDSALL, NEUMAYER u. a. und vor allen KOHN 1907).

Dadurch aber, daß ich die Sympathicuszellen über die Neurocyten hinaus noch weiter zurückleite auf die Ganglienleistenzellen, ergibt sich die Möglichkeit einer Verständigung zwischen den verschiedenen Anschauungen der Autoren.

In den meisten Fällen wird die Differenzierung des Sympathicus zu einer Zeit bemerkbar werden, wenn das Spinalganglion ausgebildet ist. Dann sieht man die ersten Sympathicuszellen als medialen Auswuchs des Spinalnerven. Kann man jedoch den Sympathicus auf noch jüngere Stadien hin verfolgen, wenn der Nerv und das Spinalganglion sich noch nicht scharf aus der Ganglienleiste herausdifferenziert haben, so kann leicht der Eindruck gewonnen werden, daß das sympathische Ganglion ein Derivat des Spinalganglion sei, während in Wahrheit letzteres noch gar nicht fertig ausgebildet ist. Das sympathische Ganglion ist eine Schwester-, keine Tochterbildung vom spinalen. Nur kleine zeitliche Unter-

schiede in der Entwicklung verursachen somit eine morphologisch etwas verschiedene Entstehungsweise des Sympathicus in der Wirbeltierreihe, auf die weiter einzugehen sich nicht verlohnt, da auf jeden Fall die Ganglienleiste der Mutterboden des Sympathicus ist.

Sinus cephalicus.

In den Kiemenbogen sind natürlich die Gefäße segmental angeordnet; auch ein zweiter Aortenbogen ist vorhanden, ich habe ihn früher schon im 1. Beitrag (1908 a) beschrieben und abgebildet (Fig. E) und dann habe ich im ersten Teil die Art. Stapedia von ihm abgeleitet. Im übrigen scheinen mir die Gefäße keinen Aufschluß über die Metamerie im Kopfe zu ergeben.

Hier sollen gewissermaßen als vorläufige Mitteilung einige Angaben über den Sinus cephalicus erfolgen, der zuerst von RÜCKERT bei Selachiern entdeckt wurde (Fig. C' 1).

In den Sinus cephalicus münden die beiden Art. mandibulares mit klappenartigen Fortsätzen. Aus ihnen treten die dorsalen Aortenwurzeln sowie die Arteriae ophthalmicae und ein Arterienpaar zum Hirn. Außerdem geht ein Gefäß dorsal, das ventral vom Hirn verläuft und mir in die Vv. cardinales anteriores überzugehen scheint. Es dürfte dies Gefäß dem von RAFFAELE bei Selachiern beschriebenen Vaso cerebro-spinale entsprechen, welches ebenfalls in den Sinus venosus des Herzens mündet: Stabilitasi così una communicazione dei vasi anteriori, provenienti dalle arterie mandibolari, con l'estremo venoso del cuore, per mezzo del vaso cerebro-spinale (RAFFAELE, 1892, p. 452).

Soweit entsprechen somit die Befunde bei Hypogeophis vom Stadium 28 den bei Selachierembryonen. Aber noch eine weitere, wie ich glaube, sehr wichtige Beobachtung konnte bei meinen Embryonen festgestellt werden. Es steht nämlich der Sinus cephalicus mit den perichordalen Lymphräumen in Kommunikation. Dieser Umstand erscheint mir von großer Bedeutung für die morphologische Auffassung des Sinus, denn man kann ihn als Lymphraum auffassen, in den sich alle übrigen Gefäße ergießen oder von dem sie ihren Ursprung nehmen. Es könnte dies eine Bestätigung meiner früher (1908 b) ausgesprochenen Auffassung sein, daß man im lymphatischen das primäre Gefäßsystem zu erblicken habe, aus dem sich das übrige Blutgefäßsystem erst sekundär ableiten lasse.

Doch muß ich mich mit diesen Andeutungen begnügen, bis Untersuchungen über das Lymphsystem bei Selachiern, die ich zum Vergleich begonnen habe, abgeschlossen sind.

II. Die metameren Organsysteme.

Neuromerie.

Eine Segmentierung im Hirnrohr habe ich bei Hypogeophis schon in meinem ersten Beitrag (1908) auf Fig. N abgebildet und im dritten Beitrag (1909) in den Figuren R, CC, DD, OO. Diese Encephalomerie findet sich besonders deutlich in den Stadien 16—34, doch ist sie schon früher durch wellenförmige Ausbuchtungen der Hirnwand zu erkennen. Auf der Höhe ihrer Ausbildung finden wir 6 nutenartige Vorsprünge, welche 5 scharf begrenzte Encephalomeren ungefähr gleicher Größe bilden. Bisweilen findet sich vor dem Trigeminus I noch ein schwächer entwickelter kranialer Vorsprung (Fig. H' und Rek. 8). Möglicherweise ist dies nur eine zufällige Bildung. Trotzdem werde ich den kranial vor

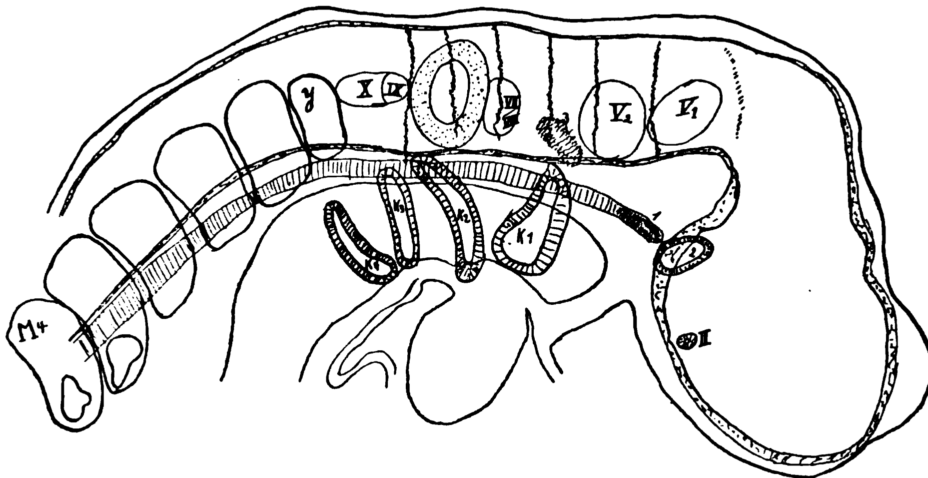


Fig. H'. Rekonstruktion eines Stadium 20. Vergr. 95fach, auf ²/₃ verkleinert. *M4* 4. Rumpfmyotom; *y* Occipitalsomity.

diesem undeutlichen Vorsprung gelegenen Hirnabschnitt als Protoneuromer bezeichnen und von dem kaudal davon sich befindlichen 1. Encephalomer trennen. Doch möchte ich gleich betonen, daß dieses 1. Encephalomer vielleicht keine Existenzberechtigung hat, sondern mit dem Protoneuromer ein einziges Ganzes darstellt.

Eine strenge Uebereinstimmung dieser Encephalomeren mit den Nervenwurzeln in allen Stadien existiert bei Hypogeophis ebensowenig wie bei den übrigen Tierformen, doch steigert sie sich, je jüngere Stadien man untersucht. Von der Richtigkeit dieser Behauptung kann man sich leicht durch einen Blick auf die Rekonstruktionen auf Taf. 25 überzeugen. Die beiden ersten Encephalo-

meren entsprechen den beiden Trigeminusganglien und in dieser Lagebeziehung ändert sich nur wenig im Laufe der Entwicklung. In das 1. Encephalomer fällt auch die Austrittsstelle des Trochlearis (Rek. 8), wenn nicht noch ins Protoneuromer.

Das 3. Encephalomer weist schon im Stadium 20 keine Nervenwurzeln mehr auf (Fig. H').

Dagegen fällt in dem jungen Embryo von 45 Segmenten in das 3. Encephalomer der „Plakodenfacialis" und ein Teil des „Leistenfacialis". Das 4. Encephalomer entspricht dem Rest des Acustico-facialis (Rek. 4). Die Gehörblase vom Stadium 34 nimmt den Raum der folgenden zwei letzten Encephalomeren ein, so daß die Vaguswurzeln nicht oder nur eben innerhalb des 6. Encephalomers ihren Ursprung nehmen Fig. H' und Rek. 8, Stad. 20 und 34. Dagegen sehen wir in einigen Stadien (Rek. 6), daß die Ohrblase mit dem 5. Encephalomer endet, so daß der Hauptteil der Vagusanlage innerhalb des 6. Encephalomers liegt. Aber auch schon in diesem Stadium ist die Ohrblase so ausgedehnt, daß primäre Zustände sicherlich nicht vorhanden sind.

Bei dem riesigen Wachstum der Ohrblase werden die Ganglien abgedrängt, mir scheint besonders nach hinten. Ob die Kerne der Hirnnerven dabei mit verlagert werden, oder die ursprünglich außerhalb des Hirns liegenden Bahnen nun innere werden, kann erst durch genaue Untersuchung des Hirnes selbst festgestellt werden. Jedenfalls bleibt die Neuromerie durch das Wachstum der Ohrblase unverändert und daher entsteht eine immer stärkere Dysmetamerie bei fortschreitender Entwicklung.

Das jüngste Stadium, bei dem die typische Neuromerie festgestellt werden konnte, war ein Embryo von 16 postotischen Urwirbeln (Rek 4). Auch hier war die Ohrblase schon so gewaltig, daß sie dorsoventral fast die ganze Breite des Embryos einnahm. Aber auch hier sind sicherlich Verschiebungen und sekundäre Veränderungen eingetreten. Trotzdem ergibt sich ganz bedeutende Uebereinstimmung in der Hirnsegmentation mit der der übrigen Organsysteme im prootischen Gebiet. Vor allem ist äußerst auffällig, daß der vor dem 1. Trigeminus liegende Hirnteil, den wir kurz Protoneuromer nennen wollen, durchaus nicht viel umfangreicher ist, als der zum 1. Trigeminusganglion zugehörige 1. Encephalomer. Ich bezeichne dies nicht als 2., weil das Protoneuromer später so gewaltige Dimensionen annimmt, daß ich mich nicht getraue, dieses als 1. Encephalomer den folgenden gleich zu setzen und ich daher dafür eine besondere Bezeichnung vorziehe.

Die Grenze zwischen Protoneuromer und 1. Encephalomer ist höchstens andeutungsweise festzustellen und ich habe sie daher in Rek. 4 durch eine punktierte Linie wiedergegeben.

In das 3. Neuromer reicht ein Teil des Ganglion trigeminii II hinein, doch ist dessen Wurzel weiter rostral innerhalb des 2. Im 3. Encephalomer ist ein Teil des Facialis, dessen Rest im 4. sich befindet.

Das 5. Encephalomer schließt mit der Ohrblase ab und das 6. ist kaudal nicht abzugrenzen, doch entspricht es offenbar dem Glossopharyngeus-Vagus. Während also im Stadium 34 die Ohrblase im 5. und 6. Encephalomer lag, finden wir hier im Stadium 10 dieselbe im 4. Encephalomer: ein Beweis, daß eine Verschiebung der einzelnen segmentierten Organsysteme stattgefunden hat, wie es FILATOFF ausgeführt hat. Einen durch Variabilität bedingten Zufall kann man dabei ausschließen, da in den Zwischenstadien ganz konstant die kaudale „Wanderung" der Ohrblase beobachtet werden kann, wenn auch einzelne Abweichungen (Rek. 5) vorkommen.

In noch jüngeren Stadien findet man in paramedianen Längsschnitten das Hirnrohr wellig geschlängelt. Zunächst dachte ich, es könnte ein Kunstprodukt durch die Fixation sein, aber die Regelmäßigkeit und die Lage und Zahl, die den Mesomeren entspricht, lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß es sich um eine Segmentation handeln muß.

Wie aber diese zu den definitiven Encephalomeren sich verhalten soll, ist mir nicht klar geworden, auch kann ich mir gar nicht vorstellen, wie aus diesem perlschnurartigen Nervensystem ein Hirnrohr mit Vorsprüngen sich entwickeln könnte. Mit diesem Vorbehalt nehme ich zur Orientierung an, der Wellenberg entspreche der späteren Neuromerengrenze. Ist dem so, dann sehen wir (Rek. 3), daß, wie im älteren Stadium, die 1. Visceraltasche kurz vor der Grenze vom 3. und 4. Encephalomer fällt und daß die Anlage der Ohrblase ganz innerhalb des 4. Encephalomers enthalten ist.

Daraus folgt unmittelbar, daß ursprünglich von den beiden letzten Encephalomeren das 5. und 6. der noch nicht differenzierten Vagusgruppe zugeteilt werden müssen. Das Protoneuromer ist vom 1. Encephalomer nicht trennbar.

Bemerkenswert ist, daß diese Schlängelung sich auf das ganze Nervenrohr hin erstreckt, also auch auf Gebiete, die später dem Rumpfe zugehören. Es besteht also in diesen jungen Stadien eine recht gute Eumetamerie mit den Ganglien und ebenfalls mit den Mesomeren. Wie aus den Rek. 2 und 3 hervorgeht, fällt Neuromer und Mesomer zusammen. Demgegenüber beschrieb MC.CLURE und erhärtete es durch Abbildungen, daß die Neuromeren intersomital gelegen seien. Ob diese Differenz dadurch zu erklären sei, daß die Neuromerengrenze mit dem Wellenberg nicht korrespondiert, lasse ich dahingestellt. Möglicherweise liegt ein Fehler in der Rekonstruktion vor, da bei diesen Serien keine Richtungsebenen vorhanden waren und eine Verschiebung um einen halben Somiten denkbar wäre.

Die tiefen segmentalen Einschnitte im Hirn ganz junger Embryonen (Stadium 12—14) habe ich in meinem vorigen Beitrag erwähnt und abgebildet (Fig. GG). Sie scheinen mir weder konstant vorzukommen, noch so zahlreich zu sein, wie die späteren Vorsprünge, welche die Neuromeren bilden. Auch wage ich nicht zu entscheiden, ob sie der Lage nach mit diesen übereinstimmen. Ueber ihre Bedeutung kann ich ebenfalls nichts aussagen. DOHRN hat die analogen Gebilde bei Selachiern beschrieben. Seiner Auffassung, daß es sich bei diesen Einkerbungen nicht um Kunstprodukte, durch Fixation bedingt, handle, stimme ich vollständig bei. Dagegen erscheint es mir doch eine sehr gewagte, auf Grund dieser Kerben zu wenig gestützte Ansicht, „im Medullarrohre der Wirbeltiere eine lange Reihe ursprünglich räumlich geschiedener Ganglienpaare vor sich zu sehen — nach Art der bei Anneliden und Arthropoden sich darstellenden Organisationen“ (DOHRN 1907, p. 156).

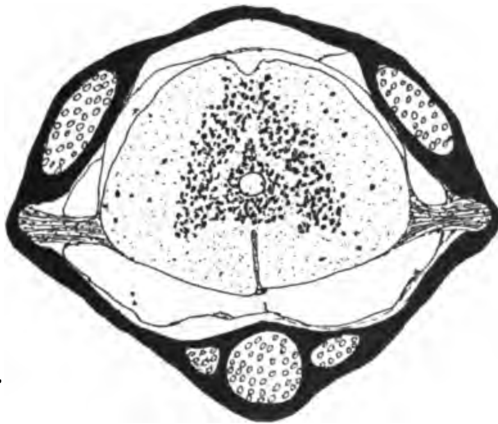


Fig. I'. Seitliches Aufhängeband des Rückenmarkes von einem quergeschnittenen Stadium 49. Vergr. 125fach.

Im Rückenmark selbst ist außer der oben erwähnten problematischen Schlängelung in den jüngsten Stadien keine Segmentierung zu sehen.

In späteren Stadien ist natürlich eine metamere Gliederung gegeben, die durch den Austritt der Spinalnerven bedingt ist. Rein segmental ist dagegen das seitliche Befestigungsband des Rückenmarks, auf das ich mit wenigen Worten eingehen möchte, weil es bei oberflächlicher Beobachtung auf Längsschnitten leicht mit Nervenwurzeln verwechselt werden kann. Wir sahen es schon auf solchen Schnitten in Fig. H 1. Auf Fig. I' ist es auf einem Querschnitt von einer Larve des Stadium 49 dargestellt. Man sieht, wie es von der Ventralseite des Rückenmarks, etwa an derselben Stelle, an der die ventrale Wurzel austritt, rein lateral bis tief in den Knochen sich hineinerstreckt.

Dieses Seitenband befindet sich immer in der Mitte zwischen zwei Nerven, was man auf der Fig. E' 1 und besser auf Fig. K' erkennen kann. Hier ist auf einem Horizontalschnitt auf der einen Seite das Ligament *l*, auf der anderen die Spinalganglien *Spg* getroffen. Medianwärts befestigt sich das Seitenband in ein Längsband, welches auf jedem Querschnitt, in dem nicht gerade das Seitenband angeschnitten ist, leicht zu sehen ist (Fig. 8).

Einen ähnlichen Stützapparat für eine Reihe von Sauropsiden und Urodelen hat zuerst, soviel ich weiß, BERGER (1878) beschrieben. Zusammenfassend über

die Hüllen des Rückenmarkes liegt die schöne Arbeit von STERZI (1901) vor. Dieser Autor unterscheidet bei Fischen eine Endorhachis von einer primitiven Meninx, welche letztere sich bei Anuren und Sauropsiden in eine dura und eine pia mater primitiva spaltet. Bei Urodelen (Salamandra und Molge) beschreibt STERZI eine Meninx primitiva, die jedoch Spuren einer Spaltung gelegentlich aufweist.

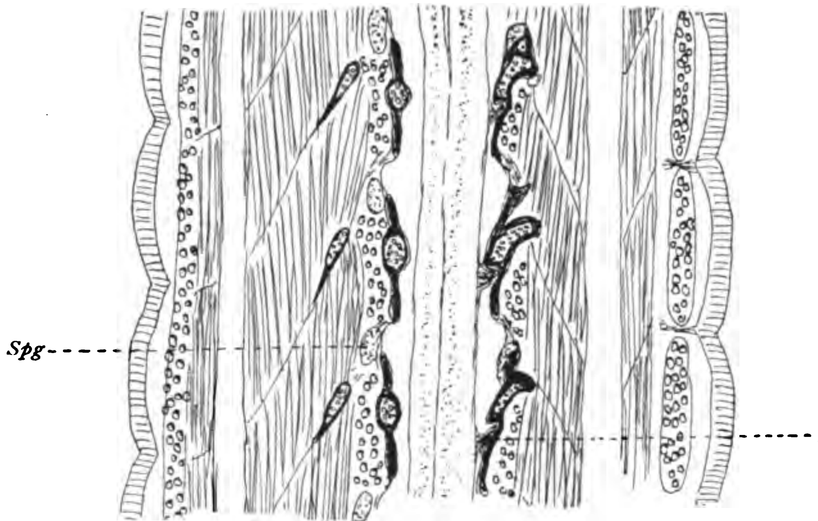


Fig. K'. Horizontalschnitt vom Stadium 49. Vergr. 32fach.

Bei Hypogeophis ist die Rückenmarkshaut glatt und ohne Spalträume, so daß sie als Meninx primitiva, wie sie die Fische besitzen, angesprochen werden muß. Die Endorhachis, die sich bei der Fixierung oft vom Knochen ablöst, ist durch wenige zarte Querfasern außer den segmentalen Seitenbändern mit der Meninx verbunden. Auch in den Rückenmarkshäuten dokumentiert sich die primitive Stellung der Gymnophionen, die eine Zwischenstufe von Urodelen und Fischen darstellen und nicht zwischen diesen und den Reptilien vermitteln.

Mesomerie.

Nachdem wir nun im großen und ganzen die Entwicklung der Kopfhöhlen und ihrer Nerven, sowie der Nerven und Myotome der Occipitalregion kennen gelernt haben, muß die Frage erörtert werden, wie sich die Rumpfsegmente zu den Kopfsegmenten verhalten.

Es wird allgemein anerkannt, daß die Ohrblase kein Punktum fixum ist, welche eine Sonderung in postotische Segmente im Gegensatz zu den präotischen rechtfertigt. Und in der Tat sehen wir, daß die mächtig wachsende Ohrblase

einzelne Segmente gewissermaßen zerquetscht, deren Trümmer wahrscheinlich zum Teil in das präotische, zum Teil in das postotische Mesenchym übergehen werden.

Um die Myotomverhältnisse in der Umgegend der Ohrblase kennen zu lernen, müssen wir mit einem Stadium beginnen, bei dem wir von bekannten Gebilden ausgehen können. Im Stadium 27 können wir aus der Innervation der Myotome und der Lage des 1. Spinalganglion schließen, daß das erste vorhandene Myotom hinter dem Vagus das Myotom *y* sei. Vor der Ohrblase sehen wir die Mandibular- und Prämandibularhöhle und ferner eine dichtere Zellansammlung innerhalb des lockeren Mesenchym zwischen dem 2. Trigeminusganglion und dem Facialisganglion. Diese Masse, die, wie wir oben sahen, vom Abducens innerviert wird, ist der 3. Kopfsomit VAN WIJHES. Die Urniere reicht bis zum 5. Myotom. Das ist kein Widerspruch zur Angabe BRAUERS, da das Myotom *y* vergänglich ist (Rek. 7 und Fig. L').

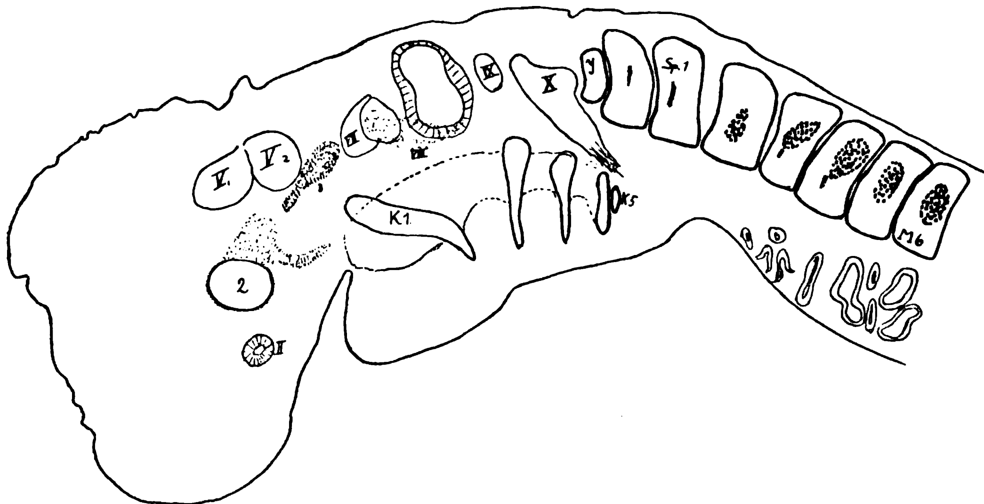


Fig. L'. Rekonstruktion vom Stadium 26. Vergr. 95fach, auf 1/2 verkleinert.

Wenn wir nun zu einem jüngeren Stadium 20 übergehen, so finden wir genau die gleichen Myotomverhältnisse, doch kann bei diesem Stadium die Innervation nicht festgestellt werden (Fig. H'). Doch ist die ganze Konfiguration eine so ähnliche, daß ich keine Bedenken hege, die Bezeichnungen für die Myotome zu übertragen. Das 1. Myotom hinter dem Vagus wäre also wiederum das Myotom *y* und die erste Vornierenanlage findet im 5. (vielleicht im 4.) Myotom der Reihe statt, welches als 3. Rumpfmyotom bezeichnet werden muß. Das Myotom *y* liegt auch hier zwischen der 3. und 4. Kiemenspalte. Dieser Umstand kann als Marke für noch jüngere Stadien dienen. Wir bezeichnen daher bei einem Embryo von zirka 45 Urwirbeln von Stadium 17 (Rek. 6) das zwischen diesen Kiemenspalten gelegene Myotom mit *y*.

Auch die Vagusanlage reicht ähnlich wie die Ganglien in Fig. L' und 7 bis zu diesem Myotom. Rostral sehen wir eine gewisse konzentrische Anordnung in den Mesenchymzellen, welche ein Myotom zwischen 2. und 3., und ein Myotom zwischen Spritzloch und 2. Kiemenspalte ahnen lassen. Auf dieses Präparat allein würde ich diese Myotome freilich nicht annehmen können. Auch bei einem Embryo von 34 Segmenten vom Stadium 12 Rek. 5 kann von einer eigentlichen Segmentierung im Mesoderm nicht gesprochen werden, obgleich hier vielleicht die Gruppenbildung schon etwas deutlicher ist. Dagegen ist sie unzweifelhaft bei einem Embryo von 16—17 Urwirbeln vorhanden Rek. 4. Hier reicht die Segmentierung in Myotome bis zur Ohrblase, und unter dieselbe schiebt sich ein plattes Gebilde, welches eine von regelmäßig aneinander gereihten Zellen umgebene Höhle aufweist. Wenn wir nun das Myotom hinter dem Vagus wieder mit *y* bezeichnen, so sehen wir zwischen diesem und der Ohrblase zwei Urwirbel *x* und *w*. Im prootischen Mesenchym kann man außer der Anlage der Prä- und Mandibularhöhlen zwei Zellkonzentrationen wahrnehmen, und zwar eine zwischen Trigeminus und Facialis, den 3. Kopfsomit, und ferner eine unter dem Facialis zwischen diesem und der Ohrblase. Es dürfte dieses Gebilde dem 4. Somiten VAN WIJHEs entsprechen, auch in bezug auf die Lage zum Spritzloch. Kaudal schließt es sich unmittelbar an ein Myotom der Rumpfreihe an. Völlig analoge Verhältnisse wie die eben geschilderten sehen wir bei einem Embryo von 9 Urwirbeln (Rek. 3), nur daß im prootischen Mesoderm ein gleichmäßiges Mesenchym gefunden wird, in dem keine weitere Differenzierungen exakt nachweisbar sind.

Bei einem noch jüngeren Embryo sind 5 Urwirbel vollständig abgeschnürt, der unmittelbar hinter der Ohrblase ist dagegen zum Teil mit dem rostralen, unter der Ohrblase gelegenen noch verbunden, doch sind auch diese Myotome *w* und *v* auf gewissen Schnitten voneinander zu sondern. Auch rostral davon ist im Mesenchym eine dichtere Zellgruppierung vorhanden, die als Somit *u* angesprochen werden muß. In einer gewissen Entfernung davon ist erst die Anlage der Mandibularhöhle erkennbar. Schließlich sei auf Rek. 1 verwiesen, bei der erst 2 Urwirbel typisch ausgebildet sind.

Es ist ein Embryo von Stadium 1. Bei 2 Mesomeren ist eine deutliche Urwirbelhöhle vorhanden; es sind dies die beiden ersten postotischen Segmente *w* und *x*. Es folgen kaudal zwei schon abgeschnürte Somite, die aber noch keine Höhle aufweisen, die Urwirbel *y* und *z*. Das 1. Rumpfmyotom ist noch nicht abgeschnürt. Kranial von *w* ist das Mesoderm gleichfalls so angeordnet, daß die Zellkerne peripher liegen und somit eine zentrale Lichtung entsteht, die der von dem Somiten *y* und *z* entspricht. Diese prootischen Segmente der Reihe halte ich für die Somiten *v* und *u*.

Sind die prootischen Somite den postotischen gleichwertig? Sind erstere auch wirklich Somite? Und sind die prootischen unter sich gleichartig?

Betrachten wir nun die Urwirbelbildung von den Anfangsstadien an, so sehen wir, daß tatsächlich Unterschiede zwischen dem Rumpfmesoderm und dem Kopfmesoderm vorhanden sind. Im Rumpf geht die von BRAUER beschriebene typische Myotombildung vor sich durch Segmentierung der von animalen Zellen gebildeten Mesodermplatten, die bis über die Ohrblase hinaus reicht. Im Vorderkopfe dagegen bilden sich typische Mesodermcölome, die ich im ersten Teil ausführlich geschildert habe.

Auch die weitere Entwicklung dieser Mesodermgebilde ist von den Rumpfmyotomen verschieden, wenn auch der Endeffekt, die Muskelbildung, der gleiche ist. Denn während aus den Rumpfmyotomen in frühen Stadien die Muskeldifferenzierung erfolgt, setzt diese sehr viel später in den beiden ersten Somiten ein, die ganz eigenartige Umwandlungen machen. So z. B. ist der 2. Somit im Stadium 12 sehr ähnlich einem Rumpfsomiten. Seine Zellen sind in dicker Wand konzentrisch um eine kleine Höhle angeordnet, und er unterscheidet sich von den Rumpfsomiten höchstens durch einen rostralen Fortsatz, was natürlich durch die Umgebung bedingt sein wird (*M* in Rek. 4). In späteren Stadien tritt aber eine immer größere Verschiedenheit ein, so daß im Rumpf schließlich Muskeln, im Vorderkopf eine große Blase mit dünner epithelialer Wand vorhanden ist. Nachdem diese eine geraume Zeit dem Anschein nach unverändert bestanden hat, lockert sich der epitheliale Zellverband der Mandibularhöhle und es entstehen daraus Muskeln. Es ist also ein Blasenstadium eingeschaltet vor der Muskelbildung. Deshalb den Somitencharakter der Mandibularhöhle zu leugnen, ist nicht zulässig, denn Entstehung wie Endziel sowie Innervation beweisen deutlich, daß hier ein Urwirbel vorliegt.

Eine befriedigende Erklärung für das Blasenstadium kenne ich nicht. FRORIEP sieht in den Kopfhöhlen embryonale Exkretionsorgane. DOHRN ist diese Anschauung sympathisch, er hebt aber mit Recht, wie ich glaube, hervor, daß dies nur eine interimistische sekundäre Funktion sein könne, nicht, wie FRORIEP wollte, eine primäre.

Ich muß gestehen, daß mir diese Nierenfunktion der Kopfhöhlen wenig wahrscheinlich erscheint. Niemals habe ich celluläre Erscheinungen beobachten können, die man bei sezernierenden Zellen findet. Und wenn wirklich etwas sezerniert werden sollte, so müßte die Flüssigkeit in der Höhle allmählich eine konzentriertere Salzlösung werden, die durch die einschichtige Blasenwand wieder herausdiffundieren müßte. Und wenn auch dies nicht eintreten sollte, wohin sollen denn die Exkrete schließlich abgeleitet werden?

Außerdem ist ja die Vorniere voll ausgebildet in den Stadien, wo die Kopfhöhlen in größter Entfaltung sind.

Viel plausibler als eine exkretorische Funktion der Kopfhöhlen erscheint mir eine mechanische.

Der Ausgangspunkt für die folgenden Erörterungen ist der Gedanke von KOLTZOFF, die PLATEAUschen Versuche von Flüssigkeiten am Drahtnetz für die Formgestaltung der Zelle zu verwerten.

Wenn man in der Zelle einen flüssigen Protoplasmatropfen erblickt, so sind zwei verhältnismäßig starre Begrenzungsflächen erforderlich, zwischen denen sich die Zellen zum Epithel anordnen können.

Damit also aus einem 2. Somiten der Figur Rek. 2 eine Blase wie in Fig. B' entsteht, ist ein zweifaches starres Gerüst von ovoider Gestalt erforderlich, in das sich die Zellen einreihen können. Nunmehr bildet es ein Ganzes, etwas verhältnismäßig Starres innerhalb des lockeren Mesenchyms, das wohl geeignet sein kann, als Stütze oder Punctum fixum bei dem Wachstum der Umgebung zu dienen.

Mit verhältnismäßig geringer Zellmasse wird so ein großes Volumen ausgefüllt. Während das rapide Längenwachstum des Kopfes des Embryo in der Kopfbeuge sich manifestiert, bilden die starren lateral sich erstreckenden, durch ein Zwischenstück miteinander verbundenen Kopfhöhlen eine Querversteifung, so daß eine Ausdehnung und ein Wachstum in die Breite leichter erfolgen kann. Dadurch fällt auch einiges Licht auf die Bedeutung des Zwischenstückes. Nachdem ich aus physikalischen Ueberlegungen zur Ueberzeugung gekommen war, daß die Mandibularblase ein verhältnismäßig starres Gebilde sein müsse, wurde ich in der Hypothese, daß sie mechanische Funktionen ausüben könnte, durch die zeitliche Entwicklung bestärkt.

Es entsteht nämlich aus dem 2. Somit das Blasenstadium, wenn die Kopfbeuge sich auszubilden beginnt, also zu einer Zeit intensiven Wachstums im Vorderkopfe. Die Mandibularblase zerfällt dagegen wiederum in den Stadien 35 bis 38, wenn das Vorknorpelstadium einsetzt, wo also ein neues besseres Stützgerüst sich ausbildet. Und bei Beginn der Auflösung der Blase bemerkt man an einzelnen Wandpartien, daß hier die Zellen bei der inneren Begrenzung nicht mehr eine glatte scharfe Linie wie ein Epithel bilden, sondern daß jede einzelne Zelle kugelförmig vorspringt. Offenbar ist dies dadurch bedingt, daß eine Cuticula, ein starres Gebilde, welches die Zellen zum epithelialen Verband vereinigte, nunmehr zerstört worden ist und die Zellen somit wie Flüssigkeitstropfen ihre Kugelform wieder einnehmen. Eine ähnliche Erscheinung habe ich bei der Rückbildung der äußeren Kiemen beobachten können (MARCUS 1908a).

Auch diese eben erwähnte Beobachtung bei Umformung der Blase zur Muskulatur ist eine Stütze für meine Auffassung, daß die Kopfhöhlen als starre

Gebilde mechanisch wirken. Ich halte also die Prämandibular- sowie die Mandibularmasse für Urwirbel und den Rumpfmyotomen vergleichbar, aber von diesen unterschieden einmal genetisch durch Cölombildung aus dem vegetativen Urdarmdach und zweitens durch die Einschaltung eines Blasenstadiums.

Zwischen den Kopfhöhlen und den postotischen Myotomen liegt eine Mesodermmasse, deren Segmentation später nur in Andeutungen zu erkennen ist. In vielen Fällen fehlt auch diese. Daher sprechen manche Autoren diesem 3. und 4. Somiten VAN WIJHEs den Urwirbelcharakter ab. Und in der Tat zeigen sie ja ein lockeres unregelmäßiges Gefüge und weichen somit vom Aussehen eines typischen Somiten erheblich ab, da sie sich kaum vom umliegenden Mesenchym unterscheiden lassen, ja oft sicherlich ganz in diesem aufgehen. Trotzdem halte ich diese Mesodermgebilde auch für Urwirbel. Denn der 3. Somit zeigt zu gewissen Stadien innerhalb seiner Masse eine Höhle, und es bilden sich dann daraus Muskeln, die von einem typischen ventralen Nerven, dem Abducens, innerviert werden. Es ist daher schon aus dieser Nervenversorgung der Rückschluß gestattet, daß der 3. Somit tatsächlich ein richtiger Urwirbel ist. Und was von ihm gilt, darf auch für den 4. Somiten angenommen werden, der ihm so ähnelt.

Wenn ich nun alle prootischen Mesodermsegmente analog wie VAN WIJHE und KOLTZOFF u. a. für Urwirbel halten, so hatte ich doch einen Unterschied zwischen den 2 ersten Somiten und den Rumpfsomiten festgestellt. Nun erhebt sich die Frage: wie verhalten sich der 3. und 4. Somit zu diesen oben ausführlicher behandelten Gruppen? Gehören sie zu den Kopfhöhlensomiten oder zu den Rumpfurwirbeln? Die Antwort gab ich schon oben, doch bedarf sie noch der näheren Begründung. Wie im ersten Teil gezeigt wurde, besteht die Urdarmdecke im hinteren Abschnitt aus animalen *az*, im vordersten aus vegetativen *vz* Zellen, was in den Rekonstruktionen 1—3 durch verschiedene Tönung und zum Teil durch Pfeile ausgedrückt wurde. Die animalen bilden die Dorsalplatte, die in Chorda und seitlich in das Mesoderm zerfällt, aus welchem durch Segmentierung die Urwirbel hervorgehen. Sekundär wachsen unter die Chorda die vegetativen Zellen und bilden so das Darmrohr. Die Grenze zwischen animalem und vegetativem Urdarmdach wird in diesen Stadien, wenn die Zellcharaktere verwischt sind, durch das vordere Ende der Chorda angezeigt werden, die dann in das Entoderm einmündet. Dieses erkennen wir auch auf der Rek. 4: Die Chorda reicht bis zum 2. Somiten, es gehört somit der 3. und 4. Somit noch zu dem aus animalen Zellen der Dorsalplatte gebildeten Mesoderm, gehört also zu dem Rumpfsomiten. Damit stimmt auch die Schilderung der Mesodermbildung im Kopfe überein, die ich im ersten Teil gab (Fig. 3a—e, Fig. 5a—e, Taf. I). Dort zeigte ich, wie von hinten her das Rumpfmesoderm in zwei Flügeln vordrang bis seitlich von den Mandibularhöhlen. In diesen Stadien verhindert die Ohr-

blase noch nicht die Existenz eines darunter gelegenen Urwirbels (Fig. NN 3, p. 164, MARCUS 1909).

Die Annahme des Vordringens der Somitenreihe ist also gar nicht erforderlich, ja, wie wir aus einem jüngeren Stadium erkennen können, auszuschließen, denn die Dorsalplatte reicht über die Ohrblase rostral hinaus, wie auch aus dem Chordaende ersichtlich ist. Die seitlichen Mesodermplatten enthalten also das Urwirbelmaterial und wenn eine so deutliche Segmentierung nicht erfolgt, so ist hieran vielleicht die Ohrblase schuld. Denn die unter und hinter ihr gelegenen Urwirbel lösen sich auch mesenchymatös auf und wir haben oben die Degeneration des Myotoms *y* näher in allen Stadien verfolgen können.

Demselben Auflösungsprozeß verfällt das Myotom *x* und *w*, wie aus dem Vergleich der Rek. 4 und 6 ersichtlich ist. Und das Myotom *w* vom 6 Urwirbelstadium, das deutlich Urwirbelcharakter besaß, ist beim Embryo von 10 Urwirbeln schon ebenso mesenchymatös gebaut wie die beiden kranial folgenden prootischen Mesodermkomplexe. Bei diesem letzten Embryo, ebenso wie bei dem von 16 Segmenten, ist das Myotom *x* ein typisches Ursegment mit Urwirbelhöhle. Im Stadium 16 (34 Segmente) beginnt die Auflockerung und im Stadium 17 (ca. 45 Segmente) ist auch dieses Myotom *x* völlig mesenchymatös aufgelöst. Ein prinzipieller Unterschied darf daher meiner Ansicht nach zwischen diesen Urwirbeln vor und hinter der Ohrblase nicht gemacht werden. Er besteht nur darin, daß bei den Myotomen *y*, *x* und *w* die Auflösung ontogenetisch beobachtet werden kann, was eben bei den zwei prootischen dieser Reihe nicht der Fall ist. Da sie aber völlig denen entsprechen, deren Auflösung verfolgt werden konnte, halte ich ihre seriale Homologie für durchaus statthaft und daher habe ich sie unterschiedslos mit Myotom *v* und *u* oder 4. und 3. Kopfsomit von VAN WIJHE bezeichnet.

Diese Auffassung findet ihre Bestätigung bei einem sehr jungen Embryo, von dem die Figuren C und K in meinem ersten Teil stammen. Die Medullarrinne hat sich noch nicht zum Rohre geschlossen. Zwei Urwirbel sind völlig ausgebildet, mit einer deutlichen Höhle, zwei kaudal davon schon abgeschnürte zeigen wandständige Kerne und in der Mitte eine Lichtung; und ein ähnliches Verhalten weisen zwei kraniale Segmente auf, die vielleicht nicht ganz so deutlich voneinander zu scheiden sind. Die Zellen sind auch hier so gruppiert, daß eine zentrale helle Lichtung vorhanden ist, doch existiert keine Höhle, auch ist der Zellverband ein nicht so festgefügter wie bei einem typischen Urwirbel, doch entsprechen sie durchweg einem Vorstadium eines Segmentes. Durch die Lage der Ohrblase erkennen wir diese beiden vordersten Glieder dieser Reihe: die Myotome *u* und *v* sind also die 3. und 4. Kopfsomite. Sie stoßen kranial direkt an die Wand der noch offenen Medullarrinne. Die ersten Urwirbel, die sich im Embryo ausbilden

und die hier schon die typischen radiären Züge im zentralen Plasma aufweisen, sind die vergänglichen Myotome *w* und *x*. Mit dieser Angabe setze ich mich in Widerspruch mit der Schilderung von BRAUER, nach dem das 4. (mein 2. Rumpfsegment) sich zuerst bildet, dann das 3., 2. und 1. folgt.

Dieser Gegensatz erklärt sich aus dem Umstand, daß BRAUER vor allem an Oberflächenbildern die Segmentierung studierte und dabei an einem äußerlich unsegmentierten Embryo, nach Abpräparieren vom Dotter und Betrachtung von der Unterseite, vier verschieden ausgeprägte Segmente vorfand (Fig. 1a, von BRAUER, 1899). „Am schärfsten ist das letzte begrenzt, etwas schwächer das nach vorn sich diesem anschließende, und nur zwei sehr schwache Querfurchen lassen noch vor diesen zwei weitere Anlagen von Segmenten unterscheiden. Aus dieser Verschiedenheit in der Höhe der Ausbildung läßt sich schon schließen, daß das letzte am weitesten vorgeschrittene das zuerst gebildete Segment, das vorderste das jüngste ist“ (p. 479). Dieser Schluß ist deshalb, glaube ich, nicht zwingend, weil dabei unberücksichtigt bleibt, daß ein Segment angelegt und dann wieder zugrunde gehen kann. Und da zeitlich der Auflösungsprozeß der rostralen Segmente mit der Neubildung kaudaler erfolgt, kann eine Bezeichnung der Segmente nur auf Grund eines Vergleiches der Lage derselben zu einem Punctum fixum außerhalb des Mesoderms gemacht werden. In meinen obigen Ausführungen habe ich als solche Marke die Ohrblase benutzt und dabei die Annahme gemacht, daß eine Verschiebung der ganzen Mesodermmasse ihr gegenüber nicht stattfindet. Dies ist natürlich willkürlich, erscheint mir aber doch als das Gegebene, da vor der Ohrentwicklung die animalen Zellen der Dorsalplatte weiter rostral vorgerückt sind als der Punkt, wo späterhin das Ohr sich anlegt.

Dies erkennt man auch in Rek. 1, wo durch einen Pfeil die vordere Grenze der Dorsalplatte ungefähr angegeben ist. Auf Grund meiner Rekonstruktionen bin ich also, um kurz zusammenzufassen, zur Ueberzeugung gekommen, daß die Segmentation ganz allgemein in kranio-kaudaler Richtung erfolgt. Nur bilden die beiden ersten prootischen Segmente sich nicht zu typischen Urwirbeln aus, das erste bildet gewissermaßen sekundär wieder Muskeln und die darauf kaudal folgenden *w*, *x* und *y* lösen sich nachträglich wieder auf, so daß als erstes bleibendes das rudimentäre Myotom *z* bestehen bleibt. Das 1. Vornierensegment, das 4. Myotom BRAUERS, entspricht meinem 2. Rumpfmyotom.

Sekundär erhält der 3. Somit in den späten Stadien 30ff. erst wieder Urwirbelcharakter, ebenso wie er wohl sekundär in den Dienst der Sinnesorgane eingestellt wird. Der 4. Somit geht ebenso wie die postotischen occipitalen Somite mit Ausnahme von *z* im Mesenchym auf. Und diese Auflösung manifestiert sich schon so frühzeitig für den 3. und 4. Somiten, daß sie so wenig oder keine Urwirbelcharaktere aufweisen.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie die eben für Hypogeophis geschilderten scheinen bei Petromyzon zu herrschen, denn KOLTZOFF beschreibt zwar eine fortlaufende Myotomreihe von Anfang bis zu Ende, doch hat HATSCHECK (1910) im Gegensatz dazu in jüngster Zeit im Vorderkopf von Petromyzon ein „Akromerit" beschrieben. „Ob das Akromerit etwa einem vordersten, abweichend gebauten Metamer oder einer vorderen unsegmentierten Region usw. entspricht, und die verschiedenen möglichen Auffassungen wurden vorläufig offen gelassen. Unsere Hauptaufgabe ist es, zunächst die Uebereinstimmung des Akromerits des Amphioxus mit dem des Cranioten zu eruieren", (HATSCHECK, p. 493.)

Nach HATSCHEK besteht auch bei Petromyzon ein Unterschied zwischen dem Akromeriten, dem 1. und 2. Somiten von KOLTZOFF, und den übrigen Urwirbeln: „Während also schon eine ansehnliche Reihe von Ursegmenten zur scharf gesonderten Ausbildung gelangt ist, erscheint das mandibulare Mesoderm noch als eine faltenartige Ausstülpung des Urdarms und steht mit demselben noch im Zusammenhang (HATSCHEK 1910, p. 491). Das gleiche habe ich früher für Hypogeophis beschrieben (MARCUS 1909 a). Wie ich dort auch schon ausgeführt habe, glaube ich, daß auch bei Petromyzon das vorderste Urdarmdach von vegetativen Zellen gebildet wird. Was nun die Anschauung von HATSCHEK betrifft, daß das Mesoderm des Akromeriten nicht in 2 Urwirbel zerfällt, sondern daß die Prämandibularhöhle der Autoren einem mandibularen Episomit, die Mandibularhöhle dagegen einem hyposomatischen Anteil des Mandibularsegmentes entspricht, so kann ich diesem Forscher nicht ohne weiteres beipflichten. Denn bei meinem Untersuchungsobjekt besitzt die Mandibularhöhle deutlich von ihr abgesetzt eine typische Seitenplatte, aus der Kiemenbogen- und Kaumuskeln hervorgehen. Bei Hypogeophis liegt ferner kein Grund vor, den Prämandibularhöhlen den somitalen Charakter abzusprechen. Dagegen pflichte ich HATSCHEK vollkommen bei, wenn er das Mesoderm des Akromeriten in einen gewissen Gegensatz zu den übrigen Ursegmenten setzt, und schon meine ganze Darstellung im ersten Teil hat diesen Gegensatz herausgearbeitet.

Zum Akromeriten bei Hypogeophis würde aber kein Chordaabschnitt gehören außer der „präspinalen Chorda", da ich die Scheidung in dem Vorderkopf gerade durch die Grenze von animalen und vegetativen Zellen ausführe. Was vom Nervensystem dazu gerechnet werden könnte, wird später erörtert werden.

Dermatomerie.

Unter dieser Bezeichnung verstehe ich die durch intersegmental verlaufenden Hautringel entstandene Segmentationen der äußeren Haut.

Zuerst hat GREEFF (1884) bei Siphonops die Uebereinstimmung von Haut-

ringeln und Körpersegmenten festgestellt, und zwar so, daß zwischen zwei Hautringeln stets ein Metamer vorhanden ist. Außer diesen primären oder Hauptringfurchen beschrieb er am hinteren Körperende noch zwischen diesen sekundäre, nicht so deutliche und nicht so vollständige Furchen, die kaudal immer mehr und besser sich ausbilden und somit zu einer Verdoppelung der Ringel führen. WIEDERSHEIM bestätigte diesen Befund für Coecilia und Ichthyophis. Dagegen wiesen die Vettern SARASIN ihn für die letztere Form zurück, da sehr viel mehr Hautringel als Metameren vorhanden seien. BRAUER (1899) hingegen schloß sich den erstgenannten Forschern an und beschrieb bei Hypogeophis eine Eumetamerie zwischen den Körpersegmenten und den Dermatomeren und sprach die Vermutung aus, „daß die Angaben der beiden SARASIN, daß mehrere Ringel auf je ein Körpersegment fallen, sich dadurch erklären, daß sie zwischen primären und sekundären Ringeln nicht unterschieden haben und die Zahl der sekundären hier größer ist als bei Hypogeophis“ (p. 504). Dieser Ansicht BRAUERs pflichtete ich in meinem zweiten Beitrag über die Lymphherzen bei und gab als Beweis der Eumetamerie der Dermatomeren und Körpersegmente zwei Abbildungen, einen Längs- und einen Flächenschnitt durch eine Hypogeophislarve (MARCUS 1908 b, p. 593 und 594).

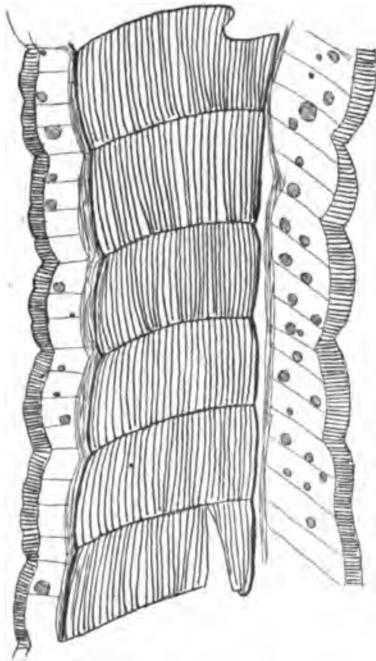


Fig. M'. Horizontalschnitt durch die Ventralseite eines zum Ausschlüpfen reifen Ichthyophis-Embryo. Vergr. 16fach.

Daraufhin boten mir die Herren Drs. SARASIN in liebenswürdiger und wahrhaft wissenschaftlicher Weise Ichthyophismaterial an, um durch erneute Untersuchung die Streitfrage auch für diese Form zu klären. Ich möchte den Herren auch an dieser Stelle meinen besten Dank sagen für die freundliche, so liberale Uebersendung von drei Rumpfstücken von verschieden alten Ichthyophis. Das älteste war von einem ausgewachsenen Tier, das jüngste von einem zum Ausschlüpfen reifen Embryo, entsprechend einem Stadium, von welchem auf Taf. IX, Fig. 50 im SARASINschen Werke ein Längsschnitt durch die Haut dargestellt ist. Teile von den 3 Tieren zerlegte ich in Horizontalserien, da man an einem derartigen günstigen Schnitt die Verhältnisse am leichtesten überblicken kann.

Beim ältesten Objekt konnte ich nur die im Gegensatz zu WIEDERSHEIM gemachte Angabe SARASINs bestätigen, „daß auf jedes Segment meist 3, etwa auch 4 Hautringel fallen“ (p. 79).

Dagegen war in der jüngsten mir zugesandten Larve eine derartige Eumetamerie zwischen Dermatomeren und Körpersegmenten vorhanden, wie sie schöner nicht gedacht werden kann. Ich gebe hier in der Fig. M' ein Bild von einem Horizontalschnitt dieser Ichthyophislarve, das völlig meiner Textfig. 2 im zweiten Beitrag und der Fig. K' dieser Arbeit entspricht, nur ist der Schnitt hier tief an der Ventralseite gewählt und daher kein anderes Organsystem außer einer Muskelreihe getroffen.

Auch bei Ichthyophis sind die Lymphherzen regelmäßig intersegmental, also nur unter den primären Hautringel gelagert, ein Moment, wodurch in späteren Stadien leicht primäre und sekundäre Furchen unterschieden werden können.

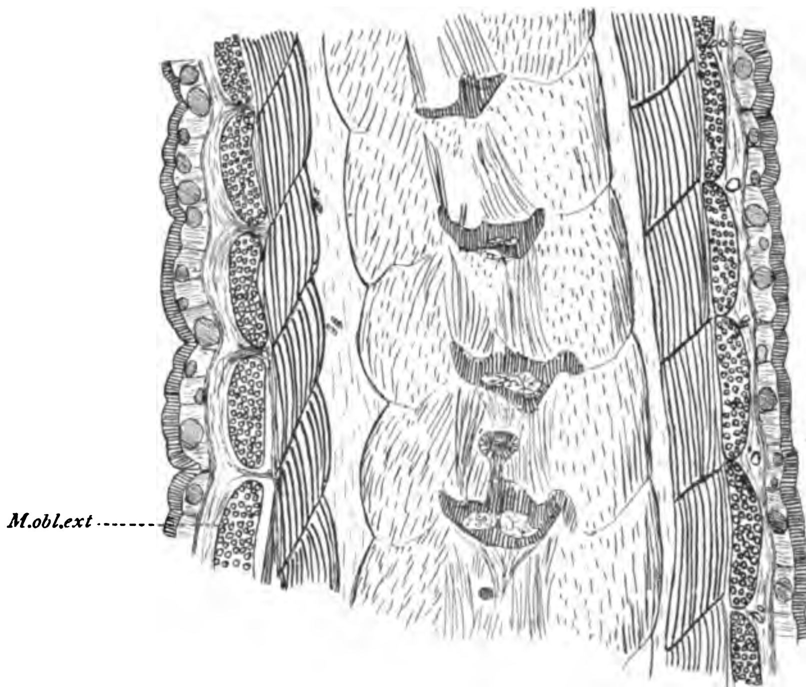


Fig. N'. Horizontalschnitt einer älteren Ichthyophislarve. Links die primären Hautsegmente entsprechend den Metameren des Rumpfes. *M.obl.ext* Musculus obliquus externus. Vergr. 16fach.

Innerhalb einzelner Dermatomeren erkennt man schon in der Figur M' kleine, buckelartige Vorwölbungen, von denen meist vier auf ein Segment treffen. Es sind dies die Anlagen der sekundären Ringel.

In dem mittleren mir zur Verfügung stehenden Stadium erkennt man nun alle Uebergänge zwischen der eben beschriebenen Larve und den Verhältnissen der ausgewachsenen Tiere. Die primären Furchen sind auf der einen Seite der Figur N' deutlich zu erkennen, dagegen völlig verwischt auf der anderen. Die sekundären Furchen haben sich eben so vertieft und ausgebildet, daß sie nicht

von den primären ohne weiteres zu unterscheiden sind. Wenn aber bei einer Bewegung des Tieres die Haut einseitig in Falten gelegt wird, werden die Hauptfurchen wieder hervortreten, weil sie fester mit der Unterlage durch Bindegewebsstränge verbunden sind, die ich schon früher bei Beschreibung der Lymphherzen geschildert habe. Auf diese Weise erkläre ich mir den Unterschied der beiden Seiten auf Fig. N'.

Auf Grund vorliegender, wie mir scheint eindeutiger Tatsachen muß bei Ichthyophis eine primäre Eumetamerie der Dermatomeren angenommen werden, die bei älteren Tieren späterhin durch zahlreiche sekundäre Furchen verwischt wird, so daß aus der Zahl der Dermatomeren kein Schluß auf die Körpersegmente gemacht werden kann. Es ist eben sekundär eine Dysmetamerie entstanden. Trotzdem bleibt der Ausspruch GREEFFS: „Die Gymnophionen sind äußerlich segmentierte Tiere“, zu Recht bestehen und wird durch die ontogenetischen Befunde bei Ichthyophis nur bestätigt.

Diese Abschweifung auf eine verwandte Form war notwendig, um die Grundlage zu schaffen für die Prüfung der Frage, ob die Dermatomeren für die Metamerie im Kopfe verwendet werden könnte.

Erwachsene Exemplare kommen nicht in Betracht, weil nach Ausbildung des harten Schädels Hautfurchen dort nicht mehr vorhanden sind. Dagegen erkennt man solche in der Kopfregion von älteren Larven.

In diesen Stadien 45—50 dient das Kiemenloch als Marke, die es ermöglicht, ein Dermatomer auf ein bestimmtes Körpersegment zu beziehen.

In meiner Rekonstruktion 9 sind die Dermatomeren sowohl wie auch das Kiemenloch eingetragen. Man erkennt, daß die Haut ganz regelmäßig intersegmentale Ringel besitzt, die mit den Spinalnerven und -ganglien in einer Querebene sich befinden. Die erste Hautfurche in diesem Falle liegt auf der Höhe des 1. Spinalnerven. Folglich fällt das 1. Dermatomer mit dem 1. Rumpfmetamer zusammen.

Das Kiemenloch erkennen wir in der Rekonstruktion 9, wenn wir vom Mund aus den Darmkanal kaudad verfolgen. Dieser hat entsprechend der Krümmung des Tieres auf dem Bilde zunächst einen aufsteigenden, dann einen fallenden Abschnitt, die im eckigen stumpfen Winkel ineinander übergehen. An dieser Umknickungsstelle [1]) setzt sich das Darmlumen laterad schwach kaudad und dorsad bis ins Kiemenloch (punktiert) fort. Dieses liegt im 2. Rumpfmetamer,

1) Mechanisch bedingt ist diese Abknickung durch eine spät auftretende quer verlaufende Knochenspange, welche an dem Kiemenbogen ansetzt und somit die ventrale Darmwand versteifen kann. An der gegenüberliegenden dorsalen Wand ist die Schleimhaut stark verdickt und verändert. Es scheint wir dies Gebilde kein Rudiment eines dorsalen Larynx zu sein (WIEDERSHEIM), sondern eher einer Kauplatte analog wie etwa beim Karpfen, vergleichbar zu sein.

in der Projektion zwischen dem 2. und 3. Spinalnerven erkennbar. Leichte Verschiebungen kommen vor, so daß die Hautfurche das Kiemenloch zerschneidet. Dieses würde somit, um ein halbes Metamer rostrad verschoben auf der Grenze vom 1. und 2. Rumpfmetamer sich befinden.

Eine stärkere Verlagerung des Kiemenloches habe ich nie gefunden und daher keinen Grund, an der Zuverlässigkeit dieser Marke zu zweifeln.

Auch auf dem Horizontalschnitte (Fig. E) kann man sich von der Lage des Kiemenloches zwischen 1. und 2. Spinalnerven überzeugen.

Eine Hautfurche findet man regelmäßig vor dem Kiemenloch, sie befindet sich etwa in der Mitte zwischen Kiemenloch und Mundwinkel.

Ich verweise nur auf die Oberflächenbilder von BRAUER (1899) (Fig. 47—50 und 55).

Außer diesen ersten, bei Hypogeophis rostratus konstanten Rumpfringeln habe ich bei dieser Species eine weitere Furche fast immer beobachten können, die wiederum etwa in der Mitte zwischen jener und dem Mundwinkel ziemlich weit ventral verläuft, ohne jedoch mit der antimeren sich zu verbinden. Sogar bei erwachsenen Formen, die kein Kiemenloch mehr besaßen, waren sie, der Lage und dem geringeren Abstande nach, freilich nur in geringer Ausbildung, vorhanden. Dieses kleine Dermatomer entspricht offenbar dem Occipitalsegment *z*.

Zwei weitere Furchen erkennt man bisweilen, eine zum Mundwinkel und eine in der Richtung zum Auge. Diese sind jedoch so inkonstant und die letztere offenbar durch die darunter gelegenen Gebilde bei der Fixation bedingt, daß ich nicht mehr darauf eingehe.

Dagegen finden wir häufig in jüngeren Stadien eine weiter rostrad reichende Dermatomerie. Ich verzichte darauf, davon Abbildungen zu geben, da sie nur variieren könnten, was schon in BRAUERS (1899) Fig. 53 zu erkennen ist. Dort sind vor dem Kiemenloch 3 Dermatomeren vorhanden, also außer der Furche *z* noch eine *y*, falls wir die FÜRBRINGERsche Nomenklatur auch auf diese Ringel übertragen. Entsprechend dem in späten Stadien zugrunde gehenden Myotom *y* ist also ein ebenfalls schwindendes Dermatomer *y* vorhanden.

Die Hautfurchen bilden sich in einem verhältnismäßig späten Stadium aus, sie entsprechen dann völlig den Myotomen, so daß eine Abhängigkeit der Dermatomerie von der Myomerie sehr wahrscheinlich ist. Neue Gesichtspunkte zur Lösung der Kopfmetamerie konnten aus der Dermatomerie nicht gewonnen werden.

Branchiomerie.

Wenn wir nunmehr auf die Frage der Branchiomerie eingehen, so können wir an der Hand der Rekonstruktionen folgendes wahrnehmen. In den Stadien

von 6 und 9 postotischen Segmenten ist nur die erste Visceraltasche zu erkennen, und zwar ist beim jüngeren Embryo es noch nicht völlig zur Vereinigung der ektodermalen und entodermalen Tasche gekommen. In beiden Embryonen ist die Lage des Spritzloches die gleiche, nämlich vor der Ohranlage zwischen dem Somiten *u* und *v*. Das Myotom *u* reitet gewissermaßen auf der ersten Visceraltasche und diese Beziehungen bleiben auch in späteren Stadien erhalten, bis der 3. Kopfsomit sich rostrad verschiebt (Rek. 7, Stad. 27) und schließlich im Stadium 34 weit rostrad vom Spritzloch sich befindet. Dieser große Zwischenraum erklärt sich wohl außer durch die Verschiebung und das Vorwärtswachsen des Somiten auch durch den Schwund der ersten Visceralspalte.

Die ersten Visceraltaschen treffen in den jungen Stadien nahe mit der Grenze vom 3. und 4. Encephalomer zusammen, doch so, daß sie mehr ins 3. Encephalomer fallen (Rek. 5—7, Stad. 12—27). Rek. 4. Bei dem jungen Embryo von 9 Segmenten sehen wir ebenfalls das ungefähre Zusammentreffen der Visceraltaschen mit dem 3. Wellenberg der Hirnvorwölbungen (Taf. 25, Rek. 3).

Lange Zeit bleibt die Lagebeziehung bestehen und man findet sie noch im Stadium 34, woraus der Schluß erlaubt ist, daß diese beiden Organsysteme, Encephalomeren und Visceralspalten, sich nicht gegeneinander verschieben, wenigstens nicht ihr kraniales Ende.

Die zweite Visceraltasche habe ich erst auf späteren Stadien bei den Längsschnitten beobachten können, zuerst bei einem Embryo von 16 Segmenten. Sie liegt kaudal von der Ohrblase, nahe an der Grenze vom 5. und 6. Encephalomer, was auch noch im Stadium 27 der Fall ist. Es kommen dabei Verschiedenheiten vor, so daß sie bald im 5. und bald im 6. Encephalomer angetroffen wird (Rek. 5 und 6). Im Stadium 34 ist sie offenbar durch das starke Wachstum der Ohrblase in ihrem dorsalen Abschnitt kaudad verschoben, was auch in ihrer abgeknickten Form ersichtlich ist, und liegt dann dicht hinter dem 6. Encephalomer.

Fällt diese 2. Visceralspalte mit einem Encephalomer zusammen und mit welchem?

Wie wir oben gesehen haben, können wir eine ursprüngliche Eumetamerie zwischen Myomeren und Neuromeren annehmen, und zwar dergestalt, daß immer ein Myotom innerhalb eines Encephalomers liegt. Die Visceralspalte liegt ebenfalls innerhalb eines Encephalomers und sie muß daher das Myotom halbieren. Im Stadium 20, Rek. 5 sehen wir, daß auf der 1. Visceraltasche das Myotom *u*, auf der 2. das Myotom *w* reitet. Daß Encephalomeren und Myomeren sich gegeneinander stark verschieben, liegt auf der Hand. Auch die Mesomeren und Branchiomeren sind sicherlich keine starr miteinander verknüpften Systeme, aber doch dürfte ihre Zusammengehörigkeit größer sein, so daß ein Schluß von einem System auf das andere nicht gar zu gewagt erscheint.

Das Myotom *w* liegt nun innerhalb des 5. Encephalomers (Rek. 4) und in das gleiche fällt also, so schließen wir, die 2. Visceralspalte. Dies stimmt auch mit der Rekonstruktion 6 und 7 überein. Wo sie wie in Rek. 5 ins 6. Encephalomer fällt, ist eine Erklärung nicht schwer: Denn bei Ausdehnung der Ohrblase muß die 2. Visceralspalte notwendigerweise kaudad verschoben werden und dieser Prozeß kann zeitlich verschieden vor sich gehen und somit gewisse Variationen bedingen; da aber die Verlagerungen stets in einer gleichen Richtung verläuft, was in späteren Stadien (Rek. 8) in noch viel stärkerem Maße in Erscheinung tritt, sind die Variationen ohne jeden Belang. Die 3. Visceralspalte liegt innerhalb des 6. Encephalomers (Rek. 6), die 4. fällt schon außerhalb der Encephalomeren.

Was nun die Beziehungen zur Mesomerie anbelangt, so streben die Visceralspalten im großen und ganzen regelmäßig immer auf einen Somiten zu, die 3. auf Myotom *x* (Rek. 6), die 4. auf Myotom *y*, die 5. auf Myotom *z*, die 6. auf das 1. Rumpfmyotom. Daß dabei kleine Unregelmäßigkeiten vorkommen können, z. B. daß die 3. Visceralspalte in die Grenze zwischen Myotom *x* und *y* fällt, soll nicht verschwiegen werden. Sie sind ohne weiteres verständlich durch die Reduktion und Auflösung der vorderen Myotome, wodurch ein Nachrücken der folgenden bedingt sein mag. Sowie durch den Umstand, daß die Visceralspalten kaudal immer enger aufeinander folgen und immer kleiner werden. Im allgemeinen aber muß eine Uebereinstimmung der Mesomerie und Branchiomerie zugegeben werden, wenigstens von der 2. Visceralspalte an, so daß also die Branchialbogen (im engeren Sinne) untereinander homodynam sind. Wie verhält sich aber der vorderste Abschnitt dieser Organsysteme? Wir sind vor die Alternative gestellt, entweder eine Dysmetamerie anzunehmen oder einen dimeren Hyoidbogen, entweder den Ausfall einer Kiementasche oder für die beiden ersten Visceraltaschen andere Gesetzmäßigkeit als für die folgenden.

Durch die oben besprochenen zwei ersten Visceralspalten wird der Hyoidbogen begrenzt. Diesem entsprechen somit zwei Neuromeren und zwei Myotome. Bei der Stapesentwicklung habe ich im dritten Beitrag innerhalb des Hyoidbogens eine zwiefache getrennte Blastembildung als Vorläufer des Hyale und des Stapes beschrieben. Und ebendort wurden zwei Einstülpungen der Epidermis beschrieben, von denen die eine die Ohrblase, die andere ein Teil des Facialisganglion wurde, was auch in Rek. 4 angedeutet wurde.

Da die Ganglienleiste außer einem Facialisanteil das Octavusganglion bildet, haben wir im Acustico-Facialiskomplex plus Ohrblase ein Doppelgebilde, von dem jedes einzelne wiederum aus zwei Teilen besteht, einer Epidermiseinstülpung oder Plakode und einem Ganglienleistenabschnitt.

Trotz dieser beiden zuletzt erwähnten Befunde habe ich mich im ersten Teil der Auffassung von VAN WIJHE, HOFFMANN und DOHRN, daß „der Hyoidbogen

potentiell aus 2 Visceralbogen besteht", nicht ohne weiteres anschließen können. Jetzt sind zwei weitere Momente in der Neuromerie und Mesomerie dafür anzuführen, so daß es auf Grund der ontogenetischen Befunde schwer ist, die dimere Natur des Hyoidbogens abzulehnen. Trotzdem stehe ich dieser Auffassung der Doppelnatur der Hyoidbogens auch jetzt noch skeptisch gegenüber. Denn es ist keine Spur einer ausgefallenen Visceraltasche zwischen Spritzloch und 2. Visceralspalte erkennbar. (GREIL erwähnt freilich bei Ceratodus ein solches Rudiment.) Ferner zeigt der Nervus hyomandibularis durchaus kein Merkmal, daß er aus zwei metameren Nerven zusammengesetzt sei, noch ist die Annahme eines Ausfalls eines Kiemenbogennerven berechtigt. Und da nun die Annahme des dimeren Charakters des Hyoidbogens ohne Bestätigung, ja trotz gegenteiliger Bekundung der Nervenversorgung mir unstatthaft erscheint, möchte ich umgekehrt versuchen, aus der Lage des Hyoidbogens seine stärkere physiologische Beanspruchung abzuleiten, woraus dann eine bedeutendere morphologische Entfaltung folgte. Setzt diese zu einer Zeit ein, bevor die Branchiomerie fixiert ist und wenn die Neuro- und Myomerie schon vollendet ist, oder anders ausgedrückt: sind die zwei ersten Visceraltaschen primitiver als die folgenden, so sind die Möglichkeiten gegeben, die oben geschilderten tatsächlichen Befunde zu deuten, ohne auf einen dimeren Charakter rekurrieren zu müssen.

Es muß also wahrscheinlich gemacht werden: 1) die stärkere Funktion des Hyoidbogens gegenüber den folgenden Kiemenbogen, und 2) daß die Branchiomerie eine jüngere Bildung als die Neuro- oder Mesomerie sei; 3) daß innerhalb der Visceralspalten Unterschiede existieren, daß die zwei ersten im Gegensatz zu den folgenden sich befinden.

Der erste Punkt ist eigentlich eines Beweises kaum bedürftig, so klar ist es, daß durch die rostrale Lage dem Hyoidbogen eine Reihe Funktionen mehr zukommen als kaudal folgenden Kiemenbogen.

Die mächtige Entfaltung des Mandibularbogens, der in den Dienst der Mundhöhle tritt, muß naturgemäß auch auf den zunächst folgenden Kiemenbogen von Einfluß sein. Schon diese Nachbarschaft bedingt eine stärkere Ausbildung des Hyoidbogens. Man denke ferner nur an die Muskeln, die vom Unterkiefer zum Zungenbein ziehen. Andererseits tritt der Hyoidbogen in einen gewissen Gegensatz zum Mandibularbogen. Während letzterer im Kiefer aufgeht, wird der Hyoidbogen der erste in der nun bestehenden Reihe der Kiemenbogen. Durch eine mediane Copula sind die knorpeligen Bogen alle verbunden und das Hyale trägt nun den ganzen Kiemenkorb, denn meistens ist nur das Hyale als einziger Kiemenbogen mit dem Schädel durch ein Aufhängeband verbunden.

Und der größten physiologischen Leistung entspricht natürlich die stärkste morphologische Ausbildung.

Drittens befindet sich der Hyoidbogen unter der Ohranlage. Die topographische Lage bringt es mit sich, daß bei weiterer Entwicklung des Ohres Teile des Hyoidbogens in den Dienst dieses Sinnesorgans gestellt werden (Stapes).

Diese drei Umstände erklären völlig die stärkere Entfaltung des Hyoidbogens, der noch dazu die Funktionen der übrigen Kiemenbogen erfüllt.

Was nun den zweiten Beweispunkt betrifft, daß die Branchiomerie eine spätere Bildung als die Mesomerie sei, so ist dies ontogenetisch leicht nachweisbar. In einem Stadium, wo 14 Urwirbel gezählt werden können, ist noch keine Spur einer Visceraltasche zu erkennen. In anderen Fällen tritt bei dieser Urwirbelzahl die 1. Visceraltasche auf. Die 2. Schlundtasche bildet sich bald darauf bei einem Embryo von 16 Urwirbeln.

„Nachdem die beiden ersten Schlundtaschen gebildet sind, tritt eine Pause in die Schlundtaschenbildung ein" (MARCUS 1908, p. 701). „Erst nachdem die Gehörgruben sich fast geschlossen haben, beginnen neue Darmfalten sich zu bilden und damit neue Bogen, die eigentlichen Kiemenbogen, sich anzulegen, die nun rasch nacheinander auftreten" (BRAUER 1899).

Freilich erst im Stadium 39 bricht die 6. Schlundtasche durch, während schon im Stadium 33 die etwa 110 Urwirbel fertig abgeschnürt sind. Ontogenetisch können wir also feststellen, daß die Branchiomerie überhaupt später und träger sich bildet als die Mesomerie und daß zwischen der Bildungsweise der zwei ersten und der folgenden Spalten ein deutlicher Unterschied, eine Unterbrechung sich bemerkbar macht. Aber auch Tatsachen aus der vergleichenden Anatomie können zur Stütze meiner Auffassung beigebracht werden.

Bei den Ascidien bildet sich wie bei den Wirbeltieren der Vorderdarm zur Kieme um. Bei der einen Form wölbt sich das Ektoderm, bei einer nahen Verwandten das Entoderm vor; es vereinigen sich die beiden Blätter und dann erfolgt der Durchbruch zur Kiemenspalte. Diese sind nun nicht wie bei Wirbeltieren serial angeordnet, sondern die ganze Wand der Atemhöhle ist zu einem Gitterwerk umgewandelt, dessen Maschen eben die in Quer- und Längsreihen geordneten Kiemenspalten darstellen.

Wenn daher auch in dem netzförmig durchbrochenen Kiemendarm der ausgebildeten Ascidie eine Branchiomerie sicherlich nicht erkannt werden kann, so ist doch die Reihenanordnung der Spalten sowie die Entwicklung aus wenigen primären Kiemenspalten eine Andeutung einer Segmentierung, die eine Ueberleitung auf Wirbeltierverhältnisse zuläßt, mag man nun in den Tunicaten Vorläufer oder degenerierte Abkömmlinge der Acranier erblicken.

Während also bei den Tunicaten eine echte Branchiomerie geleugnet werden muß, ist eine Mesomerie vorhanden. Bei Ascidienlarven, sowie dauernd bei Appendicularien, ist die Muskulatur im „Schwanz" typisch metamer angeordnet.

Eine ganze Reihe scharf abgegrenzter Mesomeren ist wie bei Wirbeltieren zu beiden Seiten der Chorda gelagert.

Schon dieses eben angeführte Beispiel zeigt, glaube ich, daß man die Mesomerie phylogenetisch älter als die Branchiomerie betrachten darf.

Auch sonst wird die Mesomerie als der erste Ausdruck einer Metamerie angesehen, die, aus den Bedürfnissen der Lokomotion entstanden, sekundär die Segmentierung der übrigen Organsysteme veranlaßt hat.

Was nun den dritten Punkt betrifft, daß die beiden ersten Visceralspalten andere Wertigkeit als die folgenden haben, so sahen wir schon, daß sie in der Ontogenese in frühen Stadien rasch nacheinander gebildet wurden, und daß daraufhin eine Pause in der Schlundtaschenbildung eintrat, worauf erst in kontinuierlicher Folge die übrigen Schlundtaschen auftreten.

Sehr interessant ist nun die Kiemenkorbentwicklung bei Ascidien.

Denn „nach SEELIGER (BRONNs Klassen und Ordnungen, 3. Bd., Tunicata) durchlaufen sämtliche Ascidienlarven ein Stadium mit zwei Kiemenspalten. Späterhin weicht die Entwicklung des Kiemenkorbes nach zwei verschiedenen Richtungen auseinander. Der erste Entwicklungsmodus ist dadurch charakterisiert, daß die neu auftretenden Kiemenspalten (Spiracula) durchaus selbständig und unabhängig von den bereits vorhandenen entstehen. Beim zweiten Entwicklungsmodus dagegen werden nur sehr wenige selbständige Perforationen angelegt, und diese selbst bilden den Ausgang für alle neuen Spalten, die teils durch Teilung, teils durch Abschnürung von den zuerst angelegten entstehen" (FECHNER, Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 86, 1907).

Diese Modifikationen der Kiemenkorbentwicklung haben für unsere Fragen weniger Bedeutung als die fundamentale Tatsache, daß überall ein Zweikiemenspaltenstadium existiert, das offenbar den primären Zustand darstellt, wie er bei den niedersten Tunicaten, den Appendicularien, dauernd vorhanden ist.

Und etwas Analoges (Homologes?) nehme ich, gestützt auf den Vergleich mit den Tunicaten und auf den ontogenetischen, oben erwähnten Befund, für die Wirbeltiere an. Auch hier existiert ein Zweikiemenspaltenstadium, und nachdem dieses einer höheren Organisation weichen muß, treten sekundär, ähnlich wie bei Ascidien, neue Durchbrüche im Darm auf, die aber bei den Wirbeltieren bei der schon vorhandenen Körpersegmentierung sich dieser anpassen. Daher wird die nun sekundär entstehende Branchiomerie eumetamer sich gestalten, und zwar ist dies eine primäre Eumetamerie.

Bei den Ascidien ist eine metamere Gliederung nicht vorhanden, die einen Einfluß auf die Spaltenbildung ausüben könnte und daher wird durch immer erneute Spaltenbildung und Sprossung die atmende Epitheloberfläche vergrößert und so der oben beschriebene Zustand erreicht.

Das gleiche physiologische Resultat wird bei den segmentierten Wirbeltieren durch seriale Kiemenspalten erzielt, die sich ursprünglich weit kaudal über das ganze Tier erstrecken (Amphioxus). Eine weitere ungeheuere Vergrößerung der atmenden Oberfläche wird dann durch Sprossung der zwischen zwei Spalten gelegenen Teile, durch Kiemenbildung erzielt, wobei dann die Kiemenspalten in kaudo-kranialer Richtung sich rückbilden.

Möglicherweise können auch die Befunde von Bdellostoma in dieser Richtung Aufschluß geben.

Bei Bdellostoma Stouti existieren nach der Schilderung von DEAN und STOCKARD zwei Kiementaschen, die sich völlig verschieden von den übrigen verhalten. Sie liegen hinter der Hyomandibulartasche und werden von STOCKARD als 1. und 2. Posthyomandibulartaschen von den übrigen gesondert. Sie machen die spätere spezielle Differenzierung der folgenden Spalten, zunächst die Wanderung kaudad, nicht mit, sondern bilden sich an Ort und Stelle zurück. Der von ihnen umschlossene Kiemenbogen befindet sich in den jungen Stadien unmittelbar unter der Ohrblase, d. h. genau an der Stelle, wo bei den übrigen Cranioten der Hyoidbogen gefunden wird.

In späteren Stadien freilich liegen die beiden rudimentären posthyomandibularen Kiementaschen kaudal von der Ohrblase, unter der nunmehr der eigentliche Hyoidbogen zu liegen kommt. Leider hat STOCKARD die Innervation nicht berücksichtigt, so daß eine Homologisierung mit Gnathostomen oder Petromyzon kaum möglich ist, besonders da bei Myxinoiden bei den verschiedenen Formen so merkwürdig variable Kiemenspaltenzahlen existieren, die zwischen 6 und 17 schwanken. Nach FÜRBRINGER, dem KOLTZOFF sich offenbar anschließt, sind die hintersten Spalten miteinander homologisierbar wegen der schwer vorstellbaren Verschieblichkeit des Ductus oesophago-cutaneus, der stets mit der letzten Kiemenöffnung mündet.

Wie dem auch sei, sicher ist die auch ontogenetisch verfolgbare (DEAN) kaudale Verschiebung von Visceralspalten sekundär und und sicher ist ferner, daß kraniale Visceraltaschen die Wanderung nicht mitmachen, so daß zweifellos eine Differenz innerhalb der Branchiomeren zu konstatieren ist.

Aus all diesen Ausführungen geht hervor, daß ich den Hyoidbogen nicht für ein dimeres Gebilde halte, ihn aber auch nicht den übrigen Kiemenbogen homodynam ansehe. Er ist ein älteres Gebilde, ein primordialer Bogen im Verhältnis zu den folgenden gewissermaßen sekundären Kiemenbogen.

Durch diese Auffassung nehme ich eine vermittelnde Stelle zwischen den Autoren ein. Einerseits verwerfe ich die Annahme des Ausfalles einer Kiementasche innerhalb des Hyoidbogens (v. WIJHE-NEAL), andererseits leugne ich nicht mit AHLBORN die Existenz einer Uebereinstimmung von Branchiomerie und

Mesomerie. HOFFMANN nimmt den Ausfall einer vor dem Spritzloch gelegenen Kiementasche an und einen dimeren Facialis und Hyoidbogen. Doch ist kein Zusammenhang zwischen diesen beiden Tatsachen ersichtlich. ZIEGLER räumt die Inkongruenz dadurch aus dem Wege, daß er den 4. Somiten VAN WIJHES für eine Mikrocöle erklärt und nicht mitzählt. KOLTZOFF spricht sich für eine primäre Eumetamerie aus, die aber infolge von cänogenetischen Entwicklungsprozessen sich nur noch in einer numerischen und nicht mehr in einer topographischen Korrespondenz zwischen Visceraltaschen und Somiten manifestiert. Dies ist ein Gegenstück zur Hypothese VAN WIJHES. Während bei diesem Autor eine Spalte ausfallen muß, um die numerische Uebereinstimmung herbeizuführen, ist bei KOLTZOFF letztere gegeben, dagegen muß cänogenetisch eine Verschiebung zwischen Branchiomeren und Mesomeren stattfinden. Da nun bei vielen Formen nachgewiesenermaßen Visceraltaschen am kaudalen Ende sich rückgebildet haben und in der Ontogenese gar nicht mehr angelegt werden, so wäre es mittels dieser elastischen Hilfshypothese nicht unmöglich, auch dort eine primäre Eumetamerie anzunehmen, wo weder numerische noch topographische Korrespondenz vorliegt. (Auch wird von HATSCHEK die Existenz des 1. Somiten von KOLTZOFF geleugnet, so daß auch die numerische Uebereinstimmung bei Petromyzon zweifelhaft ist.)

Da ich nun primitive und sekundäre Visceralspalten unterscheide, ist eine völlige primäre Eumetamerie sehr unwahrscheinlich. Doch kann jeder der beiden Abschnitte eumetamer sein, das erstere tritt bei Petromyzon, das zweite bei Hypogeophis ein. Dies könnte man sich folgendermaßen vorstellen: ursprünglich treten zwei Visceraltaschen auf, die ein Metamer begrenzen. Während der Pause, die in der Kiemenspaltenbildung eintritt, gehen Prozesse vor sich, die eine Verschiebung der beiden Organsysteme bedingen (z. B. Ohrentwicklung), so daß hier eine Dysmetamerie entsteht, während die späteren Visceralspalten sich wiederum eumetamer bilden. Die Pause in der Visceraltaschenbildung würde also aus einer primären Eumetamerie eine sekundäre partielle Dysmetamerie hervorrufen.

III. Allgemeiner Teil.

Nachdem nunmehr die tatsächlichen Befunde bei Hypogeophis geschildert worden und auch die segmentalen Organsysteme jedes für sich besprochen worden sind, muß nunmehr versucht werden, den Kopf als Ganzes zu betrachten und die einzelnen Systeme so miteinander zu verbinden, daß daraus eine Metamerie der Kopfes erzielt wird.

Um die Beziehungen rasch überblicken zu können, habe ich die Tabelle angefertigt, so unsympathisch mir dies auch war. Denn die Befunde sind nicht

immer klar und eindeutig und daher muß oft an ihre Stelle eine Deutung treten.

Metamer	Neuromer	Vorderhornnerven u.	Seitenhorn-ganglien	Ventraler Nerv	Dermatotomer	Somit	Myotom	Seitenplatte	Visceralspalte
1 + ?	Protoneuromer					aus Cölom (veg. Zell.): prämandibularer	geht zu grunde	M. obliquus sup.	
				—					
2	1. Encephalomer	Trigeminus I	Trochlearis	Oculomotorius	—	mandibularer	M. obl. inf., rectus sup., inf., int.?	Mandibularbogen	
3	2. Enc.	Trigeminus II		Abducens	—	aus der Dorsalplatte (animale Zellen): *u* = 3. Kopfhöhle	M. rectus ext.; M. retractor bulbi; M. rect. int.?	Hyoidbogen	primitive Spalten: Spritzloch
4	3. Enc.	Facialis		N. occip. *v*?	—	*v* = 4. Kopfsomit v. Wijhe	mesenchymatös		1. branchiale
5	4. Enc.	Acusticus + Ohrblase		N. occip. *w*?	—	*w*	desgl.	1. Kiemenbogen?	
6	5. Enc.	Glossopharyngeus		N. occip. *x*	—	*x*	desgl.	2. Kiemenbogen?	Sekundäre Visceralspalten: 2. branchiale
7	6. Enc.	Vagus I		N. occip. *y*	*y* vergängl.	*y*	desgl.	3. Kiemenbogen?	3. branchiale
8		Vagus		N. occip. *z*	*z*	*z*	1. Muskelsegment des M. dorsalis etc.	4. Kiemenbogen?	4. branchiale
9		Gangl. *z*	Vagus	Spinalis I	1. Rumpfdermat.	1. Rumpfsomit	2. Abschnitt des M. dorsalis etc.		5. branchiale
10		—	Sympathicus I						

Und was ich im Text mit aller Vorsicht als wahrscheinlich bezeichnet habe, wird hier, des Zweifels entblößt, in ein Schema eingepreßt.

Außerdem kommen durch die tabellarische Zusammenfassung direkt Fehler zustande, so z. B. in den Beziehungen der Austrittsstelle der Nerven zu den Encephalomeren, des Hyoidbogens zu den Kiemenbogen, der hier den Anschein eines dimeren Gebildes erhält, während ich gerade das Gegenteil im Text ausführte. Ebensowenig existiert jemals eine Beziehung zwischen den vorderen occipitalen Nerven und dem Glossopharyngeus-Vagus, noch stimmen diese mit den Encephalomeren überein. Diese Tabelle ist somit nur mit großer Vorsicht

zu gebrauchen; die vertikalen Reihen stimmen, dagegen sind in horizontaler Richtung nur einzelne Beziehungen den Tatsachen entsprechend.

Zunächst können wir aus der Tabelle konstatieren, daß 9 Metameren in Hypogeophis vorhanden sein müssen, ähnlich wie bei Selachiern (VAN WIJHE) und Petromyzon (AHLBORN). Diese Zahl bedeutet das Minimum. Denn am rostralen Ende versagt jedes Kriterium und wahrscheinlich haben wir es hier mit einem primär unsegmentierten Abschnitt zu tun. Ferner ist es möglich, daß in der Somitenreihe, die aus der Dorsalplatte entstanden ist, eine Anzahl von Gliedern sich der Beobachtung entzogen hat.

Unter den dorsal entspringenden Nerven habe ich nur zum Teil eine Trennung zwischen Vorderhorn- und Seitenhornnerven gemacht. Man könnte diese Trennung vielleicht weiter durchführen, z. B. den Trigeminus II in eine sensible Vorderhornkomponente, den N. mandibularis, und eine Seitenhornkomponente, N. maxillaris, der die Kaumuskulatur versorgt, teilen. Doch kommt bei dieser Trennung nicht besonders viel heraus und sie erscheint mir auch etwas gekünstelt. Denn die Sonderung, die im Rumpf zwischen Spinalganglion und Sympathicus besteht, ist im Kopf eben noch nicht eingetreten. Ich schließe mich hierin völlig der Ansicht HOFFMANNS (1901) an, daß im Kopfe „die Ganglien cerebrospinal und sympathisch zugleich sind“ (p. 61). Das ergibt sich auch schon aus der oben geschilderten Tatsache, daß in sämtliche Hirnganglien Fasern des Sympathicus einmünden. Den Recurrens facialis muß ich bei meinem Objekt nicht dem Lateralis, sondern dem sympathischen System zurechnen.

Den Octavus habe ich nach langem Schwanken vom Facialis getrennt, obgleich mancherlei dagegen spricht. Dies mag als Widerspruch erscheinen gegenüber den Ausführungen, daß der Facialis nicht dimer sei. Außer wegen der früher geschilderten Entstehungsweise entschloß ich mich zu dieser Abtrennung deshalb, weil hier die wirklichen Lagebeziehungen in der Tabelle zur Geltung kommen; die Ohrblase und ihre Ganglien liegen in jüngsten Stadien tatsächlich im 4. Encephalomer und hinter dem Myotom *v*. Diese Beziehungen können sekundär erworben sein durch eine kaudale Verschiebung, wie sie ja später noch in viel stärkerem Maße erfolgt, was aber dem Myotom *v* gegenüber wohl nicht der Fall sein dürfte (Rek. 1). Es ist aber auch denkbar, daß das Sinnesorgan sich entwickelte, bevor eine Segmentierung begonnen hatte, so daß die Bildung eines segmentalen Nerven mit seinen Ganglien gar nicht stattfand. Der Acusticus wäre dann dem Facialis nicht homodynam, würde aber den Raum eines solchen Nerven eingenommen haben, dessen Entstehen er unterdrückt hätte. Und immer mehr erscheint mir die Auffassung plausibel, daß der Kopf nicht aus einer Anzahl verschmolzener Metameren entstanden sei, sondern daß umgekehrt der Kopf

primär unsegmentiert gewesen und den Beginn einer Segmentation aufweist, die erst im Rumpf zur Vollendung gelangt.

Ein weiteres Moment, welches gegen die Trennung von Octavus und Facialis spricht, ist die Beziehung zum Abducens, auf welche später hingewiesen werden wird.

Auch für diesen Fall kommt die Unzulänglichkeit der Tabelle einem zum Bewußtsein.

Wir müssen nunmehr uns der Frage zuwenden, welche Beziehungen zwischen den occipitalen Nerven und dem Vagus bestehen. Während erstere früher allgemein als ventrale Vagusäste angesprochen wurden, hat FÜRBRINGER in seinem großen Werk über die spino-occipitalen Nerven den Standpunkt vertreten, daß sie von diesem Nerven abzutrennen seien. Der Grund hierfür lag einmal in der Inkonstanz der Zahl und Lage der occipitalen Nerven und zweitens in der Tatsache, daß sich occipitale Nerven mit dorsaler Wurzel nebst Ganglion auffinden lassen, so daß eine Angliederung der occipitalen Nerven an die spinalen im Gegensatz zum Hirnnerven Vagus gerechtfertigt erscheint. Nun braucht aber das eine das andere nicht auszuschließen, wenn wir eben in den occipitalen Nerven einen vermittelnden Uebergang zwischen den zum Teil gleichwertigen Hirn- und Rumpfnerven erblicken.

In meinem Fall bei Hypogeophis ist es schwer, einen Zusammenhang zwischen dem N. occipitale *z* mit dem Vagus von der Hand zu weisen. Denn wie wir oben sahen, geht dieser Nerv durch ein Ganglion, das den Spinalganglien homologisiert und welches zugleich dem Vaguskomplex zugerechnet werden muß, auch wenn es bisweilen als selbständiges medial vorgelagertes Gebilde imponiert, weil seine dorsale Wurzel eben von den Vaguswurzeln nicht zu trennen ist und auch das Ganglion oft mit dem Vagusganglionkomplex innig verschmolzen ist.

Wenn wir nun vom Vaguskomplex zunächst den Lateralisanteil eliminieren, so bleiben als Hauptmasse die segmentalen Ganglien, deren Nerven die Kiemenbogenmuskeln versorgen und ferner der Eingeweidenerv, der dem Sympathicus so nahe steht (MARCUS 1909b), daß er ihn ersetzen kann.

Und schließlich gehört zum Vagus eine sensible Komponente, vor allem wahrscheinlich der rückläufige Ast (Rek. 9) dem wohl das Ganglion *z* des occipitalen Nerven zugehört. Dieses könnte ganz fehlen, kann auch ein gesondertes Ganglion darstellen, aber trotzdem bleibt in beiden Fällen der occipitale Nerv eine ventrale Vaguswurzel, auch wenn dieser Vagus gar keine dorsalsensiblen Fasern besitzen sollte, sondern nur dorsale Wurzeln, die dem Seitenhorn zuzurechnen wären. Wie oben schon erwähnt, ist im Hirnganglion das spinale plus sympathische Ganglion des Rumpfes enthalten.

Ich pflichte also der Ansicht von DOHRN (1901) bei, daß Kopf- und Spinalganglien nicht völlig homodynam seien und daher beide in einem Metamer vorkommen können. „Finden sich ferner ventrale Spinalnervenwurzeln, die zu *u* und *t* sich begeben, so sind sie eben untere Spinalnervenwurzel und Occipitalnerven, aber zugleich auch untere Vaguswurzeln im vollsten Sinne des Wortes, insofern sie demselben primitiven Metameren angehören, welchem das rudimentäre Spinalganglion und das ausgebildete aus der Plakode hervorgegangene Vagusganglion angehören" (p. 251). Dagegen fehlt, glaube ich, jede morphologische Grundlage für die Annahme von HOFFMANN, „daß die ventralen Wurzeln mit dem Abortieren oder schwachen Entwicklung ihrer Myotome eine andere Richtung, einen anderen Weg eingeschlagen haben, daß eine Vereinigung von motorischen und sensiblen Wurzeln innerhalb des Zentralorgans stattgefunden und der dorsale Gehirnnerv direkt als gemischter Nerv aus dem Zentralorgan tritt" (p. 61) (HOFFMANN 1901).

Der Abducens schließt sich offenbar völlig dem spino-occipitalen Nerven an; er innerviert das vorderste Glied der aus der Dorsalplatte stammenden Myotome. Damit schließe ich mich völlig der Ansicht von KOLTZOFF an, welcher diesen Nerven den 3. Somiten von Petromyzon innervieren läßt, an den sich unmittelbar die übrigen Somiten anschließen.

Zwischen Abducens und dem Oculomotorius scheint dagegen eine größere Kluft von mindestens drei Encephalomeren zu existieren. Einen Nervenausfall dazwischen anzunehmen, liegt kein Grund vor, da die Verschiedenheit von Mandibularsomit und Myotom *u* diesen Abstand genügend rechtfertigen.

Seine enge Lagebeziehung zum Acustico-Facialisganglion, sowie die motorische Versorgung des Tentakels, dessen sensible der N. ophthalmicus sup. des Facialis übernimmt, sprechen deutlich genug für die Zusammengehörigkeit dieser Nerven in einem Metamer. Andererseits wird dadurch die Trennung des Octavusganglion von dem des Facialis in zwei Metameren wiederum unwahrscheinlich, weil der Abducens nicht mit dem Facialis, sondern dem Octavusganglion in Verbindung zu treten scheint.

Auf die Stellung des Trochlearis in der Tabelle brauche ich hier nicht ausführlich mehr einzugehen, da es oben schon im speziellen Teil geschehen ist. Ich habe ihn vor den Oculomotorius gestellt, weil er als rostralster Nerv aus dem Schädel tritt und den N. obliquus sup. innerviert, den ich glaubte von der Seitenplatte der Prämandibularhöhle ableiten zu müssen. Dagegen schien mir der Oculomotorius die Mandibularhöhlenmuskeln zu versorgen.

Auf die Lücken der Beobachtung und die dadurch bedingte Unsicherheit der Schlüsse ist oben gebührend hingewiesen worden.

KOLTZOFF hat bei Petromyzon durchgehende Reihen vom kranialen Ende bis in den Rumpf hinein beschrieben. Das gleiche kann ich nicht für Hypogeophis sagen. Denn die kranialen Endglieder stehen in einem gewissen Gegensatz zu den kaudal folgenden, wenn auch die einheitliche Reihe gewahrt bleibt. In der Somitenreihe waren die beiden ersten aus Cölomen des vegetativen Urdarmdaches abzuleiten, während die übrigen durch Segmentierung der aus animalen Zellen bestehenden Dorsalplatte entstanden sind.

Bei den Neuromeren entwickelt sich der vorderste Abschnitt in so gewaltiger Weise, daß ich ihn als Protoneuromer von den übrigen Encephalomeren abtrennte. Ursprünglich freilich ist es durchaus nicht größer als ein anderes Encephalomer, so daß es nicht unmöglich ist, es diesem homodynam anzusprechen. Die Grenze zwischen diesem Protoneuromer und dem ersten Encephalomer ist selten vorhanden und dann schwach entwickelt, so daß vielleicht beide zusammen eine Einheit bilden.

Schließlich habe ich für die beiden ersten Visceralspalten die Vermutung ausgesprochen und oben begründet, daß diese primitiver als die nachfolgenden sind.

Diese drei eben erwähnten rostralen Endglieder, die sich gegen die folgenden Segmente differenzieren, könnte man zu einem Akromeriten [1] (HATSCHEK) vereinigen.

Ob nun die Akromeriten sämtlicher Chordaten zu homologisieren wären, möge dahingestellt bleiben.

Jedenfalls scheint mir aber überall die Gesetzmäßigkeit zu herrschen, daß ein vorderster palingenetischer, wenig oder gar nicht segmentierter Abschnitt vorhanden ist, aus dem sich ein jüngerer segmentierter Kopf-Rumpfabschnitt ableiten läßt.

Für die Gastrulation und somit auch für die Mesomeren habe ich diesen Gedankengang schon früher ausgeführt.

Die Verhältnisse der Branchiomeren sowie der Neuromeren scheinen mir eine weitere Bestätigung davon zu sein.

Und auch die Hirnganglien können als primitivere Gebilde aufgefaßt werden, die sich im Rumpfe in scharf geschiedene Komponenten zerlegen: in das spinale und das sympathische Ganglion.

Durch diese Ansicht würde auch auf das Verhältnis zwischen Vagus und Sympathicus ein gewisses Licht geworfen.

Schon an anderer Stelle habe ich JACQUET beigepflichtet, daß die beiden Nerven in einem gewissen reziproken Verhältnis stehen. Ich erinnere nur an die Zustände bei Myxinoiden.

1) Ich modifiziere freilich, wie aus den folgenden Ausführungen hervorgehen wird, diesen Ausdruck ein wenig.

Eine Homologisierung von Sympathicus und Vagus ist ausgeschlossen, ihre physiologische Gleichwertigkeit unleugbar. Dagegen erscheint es mir durchaus nicht unwahrscheinlich, daß der Vagus zum Sympathicus im gleichen Verhältnis steht wie z. B. der Akromerit zum übrigen Körper. Der Vagus wäre danach der palingenetische Repräsentant des Sympathicus, der späterhin durch Aeste der inzwischen entstandenen Spinalnerven verstärkt wird (Myxine). Aeste von den Spinalnerven verbinden sich aber auch untereinander zum Grenzstrang und verdrängen dann immer mehr in der Wirbeltierreihe den Vagus.

Aus diesem Beispiel geht schon hervor, daß für mich der Akromerit nicht einfach der vorderste Kopfabschnitt ist. Ursprünglich wird er freilich identisch mit dem Vorderkopf sein und dies mag für Amphioxus noch zutreffen, späterhin aber wird seine hintere Grenze vielleicht ebenso zackig ausfallen, wie die FÜRBRINGERsche Kopf-Rumpfgrenze, eine Grenze, die, gewissermaßen imaginär geworden, in Wirklichkeit keine mehr ist. Mit anderen Worten: Der Akromerit ist kein starres Gebilde, die einzelnen Organsysteme entwickeln sich ungleichmäßig und die rostralen differenten Endglieder all dieser Reihen fassen wir dann zum Akromeriten zusammen.

Daß dieser Gegensatz allgemein besteht und von einer großen Anzahl von Forschern gewürdigt worden ist, geht schon aus der Nomenklatur hervor. FRORIEP unterscheidet zuerst einen spinalen und präspinalen Abschnitt, die eine entgegengesetzte Wachstumsrichtung haben. „Das führt zum heißen Kampf der Teile" (1901, p. 372). Ich folgte diesem Autor nicht in der Bezeichnung, da ich früher schon eine „präspinale Chorda" beschrieb und nicht zweierlei Ganglienleisten beobachten konnte, doch in der Hauptsache stimme ich mit ihm überein, daß im Kopfe zweierlei Teile vorhanden sind. GEGENBAUR trennt einen palingenetischen von einem cänogenetischen Teil ab, FÜRBRINGER ein Palaeocranium von einem Neocranium. Ich habe mich in der Bezeichnung an GEGENBAUR und HATSCHEK angelehnt. Letzterer Forscher hat denn auch die Hauptstütze der Auffassung vom gleichmäßig segmentierten Aufbau des Kopfes und des Tieres überhaupt, die Angaben von KOLTZOFF bei Petromyzon, angegriffen und auch hier einen Akromeriten beschrieben.

Das Problem des Wirbeltierkopfes erscheint mir nun auf ein viel allgemeineres zurückgeführt zu sein, auf das der Segmentation. In der phylogenetischen Reihe entwickeln sich aus unsegmentierten Organismen metamer gegliederte und ein offenbar analoger Prozeß spielt sich in der Ontogenese ab. Es muß der Versuch gemacht werden, aus dem palingenetischen Akromeriten den übrigen Körper abzuleiten. Dies kann jedoch nur unternommen werden, nachdem über das Wesen und die Ursachen der Segmentierung mehr Klarheit herrscht.

Literaturverzeichnis.

AGAR (1907), The development of the anterior mesoderm and paired fins with their nerves, in Lepidosiren and Protopterus. Transact. R. Soc. Edinburgh, Vol. 45, Part 3.

AHLBORN (1884), Ueber die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40.

ANDERSON (1892), Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 5.

BALFOUR (1878), A monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London, Macmillan & Co.

BENDER (1907), Die Schleimhautnerven des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. In SEMON, Zool. Forschungsreisen.

BERGER (1878), Ueber ein eigentümliches Rückenmarksband einiger Reptilien und Amphibien. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien, 2. Abt.

BRAUER (1897, 1899, 1902, 1904), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen I—IV. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 10, 12, 16 u. Suppl. 7.

BRAUS (1899), Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. 27.

BROHMER (1909), Der Kopf eines Embryo von Chlamydoselachus und die Segmentierung des Selachierkopfes. Jenaische Zeitschr., Bd. 44.

BURCKHARDT (1891), Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zoologie.

CHEVREL, R. (1887), Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des poissons osseux. Arch. Zool. exp. et gén.

— (1894), Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'Esturgeon (Accipenser sturio). Ibidem.

CORNING (1900), Ueber vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morph. Jahrb., Bd. 29.

DEAN (1899), On the Embryology of Bdellostoma Stouti. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. VON KUPFFER.

DOHRN (1901), Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 19—22. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 15.

— (1904), Studien usw. 23/24. Ibid., Bd. 17.

— (1907), Studien usw. 25. Ibid., Bd. 18.

DRÜNER (1901, 1904), Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. I und II. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. 15 u. 19.

FILATOFF (1908), Die Metamerie des Kopfes von Emys lutaria. Morph. Jahrb., Bd. 37.

FISCHER (1843), Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berolini.

FRORIEP (1885), Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis etc. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.

— (1901), Ueber die Ganglienleiste des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion, Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.

— (1902), Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. der Anat. Ges. in Halle.

— (1907), Ueber Entwicklung und Bau des autonomen Nervensystems. Med.-naturw. Arch., Bd. 1.

FÜRBRINGER, M. (1897), Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. 3.

FÜRBRINGER, P. (1875), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletts der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr., Bd. 9.

GAST (1909), Die Entwicklung des Oculomotorius und seiner Ganglien bei Selachierembryonen. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 19.

GAUPP (1904), Anatomie des Frosches. III.

GEGENBAUR (1887), Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Morph. Jahrb., Bd 13.

GIACOMINI (1904), Contribuito alla conoscenza delle capsule surrenali dei Ciclostomi. Rendiconti R. Acad. Scienze Bologna. Nuova Seria, Vol. 8.

GREEFF (1884), Sitzungsber. Ges. Beförder. ges. Naturw. Marburg. (Zitiert nach BRAUER, 1899.)
GREIL (1908), Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von Ceratodus Forsteri. I. Teil. SEMONS Forschungsreisen, Bd. 1, Lief. 3.
GUTHKE (1907), Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von Torpedo ocellata. Jenaische Zeitschr., Bd. 42.
HARRISON (1904), Sitzber. Niederrhein. Ges. Naturw. u. Heilkunde zu Bonn.
HATSCHEK (1909), Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes. Morph. Jahrb., Bd. 40.
HELD (1909), Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig, J. A. Barth.
HIS, W. JUN. (1892), Ueber die Entwicklung des Sympathicus bei Wirbeltieren. Verhandl. Anat. Ges. in Wien.
— (1897), Ueber die Entwicklung des Bauchsympathicus beim Hühnchen und Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl.
HOFFMANN (1901, 1902), Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus, I und II. Verhandl. K. Akad. Wetenschappen Amsterdam, Deel 7 und 8.
JACQUET (1900), Anatomie comparée du système nerveux sympathique cervical dans la série des vertébrés. Archives des Sciences médicales de Bucarest.
JOHNSTON (1905), The morphology of the Vertebrate head from the Viewpoint of the functional divisions of the nervous system. Journ. comp. Neur. and Psych., Vol. 15.
JONES, C. W. (1905), Notes on the Development of the sympathetic nervous system in the common toad. Journal of Compar. Neurology and Psychology, Vol. 15.
JULIN, CH. (1887), Le système nerveux grand sympathique de l'Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 2.
KOHN, A. (1907), Das sympathische Nervensystem der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
KOLTZOFF (1902), Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Moskau.
MARCUS (1908a), Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen, I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71.
— (1908b, 1909a), Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen, II und III. Morphol. Jahrb., Bd. 38 u. 40.
— (1909b), Ueber den Sympathicus. Sitzungsber. Ges. f. Morph. und Phys. in München.
MCCLURE (1901), The Segmentation of the primitive brain. Journal of Morphology, Vol. 4.
MEEK (1909), The Encephalomeres and Cranial Nerves of an Embryo of Acanthias vulgaris. Anat. Anz., Bd. 34.
MÜLLER, (1840), Vergl. Neurologie der Myxinoiden. Berlin.
NEAL (1898), The segmentation of the nervous system in Squalus acanthias. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 31.
NEUMAYER, L. (1906), Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. O. HERTWIGS Handb. d. Entwicklungsgeschichte.
ONODI (1885), Ueber die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26.
OSAWA (1902), Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mitteil. med. Fak. K. Jap. Univ. Tokio, Bd. 5.
OWSIANNIKOW (1881), Ueber das sympathische Nervensystem des Flußneunauge. Mélanges biologiques tirés du Bull. de l'Acad. Imp. Sciences St. Pétersbourg, T. 11.
PETER (1895), Ueber die Bedeutung des Atlas bei den Amphibien. Anat., Anz. Bd. 10.
— (1898), Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morph. Jahrb., Bd. 25.
PINKUS, F. (1895), Die Hirnnerven von Protopterus annectens. Morph. Arb., Bd. 4.
PLATT (1891), A Contribution to the morphology of the Vertebrate head based on a Study of Acanthias vulg. Journ. of Morph., Vol. 5.
— (1896), Ontogenetic Differentiation of the Ectoderm in Necturus, II. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 38.
— (1897), The development of the Cartilaginous Skull etc. Morph. Jahrb., Bd. 25.
PLESSEN und RABINOWICZ (1891), Die Kopfnerven von Salamandra maculata. München, J. F. Lehmann.
RABL, C. (1893), Theorie des Mesoderms II. Morph. Jahrb., Bd. 19.
RAFFAELE (1892), Ricerche sullo sviluppo vascolare nei Selaci. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 10.
RANSOM and THOMSON (1886), On the spinal and visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anz., Bd. 9.
RÜCKERT (1888), Ueber die Entwicklung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl., Bd. 8.

SARASIN (1887—90), Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus L. Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon, Bd. 2.
SCHENK und BIRDSALL (1894), Ueber die Lehre von der Entwicklung der Ganglien des Sympathicus. Mitteil. embryol. Inst. Wien, Heft 3.
SCHWALBE (1879), Das Ganglion Oculomotorii. Jenaische Zeitschrift, Bd. 13.
SEWERTZOFF (1895), Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten. Bull. Soc. Imp. d. Naturalistes, Nouv. Serie 9, Moscou.
— (1897), Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz., Bd. 13.
— (1898), Die Metamerie des Kopfes von Torpedo. Ibidem, Bd. 14.
— (1902), Die Entwicklungsgeschichte des Ceratodus Forsteri. Anat. Anz., Bd. 21.
STERZI (1901), Ricerche interno alla anatomia comparata ed ontogenesi delle meninge. Venezia. Atti R. Istituto Veneto Sc. Let. Arti, Vol. 60, Parte Seconda.
STOCKARD (1906), The development of the mouth and gills in Bdellostoma Stouti. The American Journal of Anatomy, Vol. 5.
VAN WIJHE (1882), Ueber Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verh. k. Akad. Wetenschappen, Amsterdam.
— (1888), Ueber die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. 3.
WALDSCHMIDT (1887), Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. 20.
WIEDERSHEIM (1879), Die Anatomie der Gymnophionen. Jena.
ZIEGLER, H. E. (1908), Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr., Bd. 43.

Erklärung der Abbildungen.

Die römischen Ziffern bezeichnen die entsprechenden Nerven und Ganglien, die arabischen die Rumpfsegmente, also Sp_1 den Spinalnerv des 1. Rumpfsegmentes Sg_2 = Spinalganglion des 2. usw. Die occipitalen Nerven, Somite usw. nach FÜRBRINGER mit den Buchstaben des Alphabets von hinten beginnend. Die arabischen Ziffern bezeichnen auch die Kopfsomiten.

Bedeutung der Buchstabenbezeichnungen.

Gültig auch für die Textfiguren.

A	= Auge.	*H*	= Hypophyse.
At	= Atlas.	*G*	= Ganglion.
b	= N. buccalis VII.	*h*	= N. hyomandibularis.
Cer	= Cerebellum.	*K*	= Kieme; mit einer Zahl Kiemenspalte.
ch	= Chorda.	*l*	= Ligamentum laterale.
C.p	= Commissura posterior.	*M*	= Mandibularhöhle.
C.s	= „ superior.	*md*	= N. mandibularis.
d	= N. dorsalis trigemini.	*m.i*	= N. maxillaris internus = Chorda Tympani.
E	= Epiphyse.		
h	= N. hyomandibularis.		

mx	= N. maxillaris.	*p*	= N. palatinus VII.
Md	= Musculus dorsalis.	*Pa*	= Paraphyse.
M.o.e	= Musc. obliquus externus.	*r*	= N. recurrens facialis.
M.o.i	= Musc. obliquus inferior.	*R*	= Riechorgan.
M.o.s	= Musc. obliquus superior.	*S.c*	= Sinus cephalicus.
M.r.e	= Musc. rectus externus.	*S*	= Somit.
M.r.inf	= Musc. rectus inferior.	*Sp*	= Spinalnerv, *v* ventrale, *d* dorsale Wurzel.
M.r.int	= „ „ internus.		
M.r.s	= „ „ superior.	*Spr*	= Spritzloch.
M.r.t	= „ Retractor tentaculi.	*Sy*	= Sympathicus.
N	= Vorniere.	*T*	= Tentakel.
O	= Occipitalbogen.	*Tr*	= Thyroidea.
o.p	= N. ophthalmicus profundus V.	*Tym*	= Thymus.
o.s	= N. ophthalmicus superficialis VII.	*U*	= Ultimobranchialer Körper.
		V	= Gefäß.
P	= Prämandibularhöhle.	*W*	= Wurzel.

Die Zeichnungen sind mit dem ABBEschen Zeichenspiegel mit ZEISSschem Mikroskop entworfen.

Tafel 24.

Fig. 1. Horizontalschnitt vom Stadium 30 aus 3 Schnitten kombiniert. Verlauf des Abducens vom Hirn, oben völlig am Acusticusganglion angeschmiegt, bis zum 3. Somiten, der sich schon bis zur Augengegend hinzieht. *A* = Auge, *O* = Ohrblase, 3. Somit = *3. S*, *M* = Mandibularhöhle. Komp.-Ok. 2, Obj. 16 mm. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Fig. 2. Querschnitt vom Stadium 23 (entsprechend meiner Fig. S, 1. Teil). Die Infundibularpartie (*I*) des Hirnes ist durch die Hirnbeuge ventral im Embryo getroffen. Lateral von ihr die Prämandibularhöhle (*Pm*), deren Kerne durch intensivere Färbung, deren Zellen durch festeres Gefüge vom umgebenden Mesenchym sich abheben. Zwischen Prämandibularhöhle und der Seitenplatte der Mandibularhöhle (*M*) liegt ein Gefäß (*g*). Komp.-Ok. 4, Obj. 8 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 3. Querschnitt weiter rostrad derselben Serie wie Fig. 2. Die Prämandibularhöhle (*P*), ein dreieckiges Gebilde mit deutlicher zentraler Lichtung, grenzt bis an den Anschnitt der Mandibularhöhlenwand (*M*). Komp.-Ok. 4, 16 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 4a und b. Kleine Abschnitte von Sagittalschnitten derselben Serie, von der Textfig. C' stammt. Stadium 26. Ok. 4, Obj. 8 mm. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Fig. 4a zeigt den Zusammenhang der Zellmasse *x* mit der Prämandibularhöhle (*Pm*). *x* ist von der Mandibularhöhle (*M*), die hier eben angeschnitten ist, durch ein Gefäß von dem Mesektoderm (*Mes*) durch einen hellen Streifen getrennt.

Fig. 4b liegt lateral von 4a. Die Mandibularhöhle ist getroffen und die Zellmasse *x* nicht von ihr abzugreuzen.

Fig. 5. Längsschnitt Stadium 32. Degeneration der Prämandibularmasse. Dunkle pyknotische Kerne. Kerntrümmer. Amitose. Chromatische Verbindungs-

fäden zwischen zwei Kernen. Große blasse Kerne. (Grobe, ungetreue Reproduktion.) Komp.-Ok. 4, Obj. 4 mm. Auf $^2/_3$ verkleinert.

Fig. 6. Horizontalschnitt vom Stadium 30. Zum Auge (*A*) zieht von der Hypophysengegend (*H*) ein Blastem (*Pm*), welches durch einen lichten Streifen von der Mandibularhöhle trennbar ist. Komp.-Ok. 2, Obj. 16 mm.

Fig. 7 a und b. Querschnitt vom Stadium 39, Komp.-Ok. 2, Obj. DD, auf $^1/_3$ verkleinert. Fig. 7 a Ganglion des N. hyomandibularis (*VIIh*) außerhalb der Knorpelspange (*K*); seine Wurzel entspringt viel tiefer am Hirn (*H*) als die des Ganglion acusticum (*VIII*). Fig. 7 b Das Ganglion (*VIIh*) von 7 a setzt sich kontinuierlich rostrad in das Ganglion N. palatini (*VIIp*) fort.

Fig. 8. Querschnitt durch Stadium 45 durch die Mitte des 3. sympathischen Ganglions (Sy_3). Die Lymphherzen (*L*) sind oben abgeschnitten. Innerhalb der hypaxialen Muskeln (hellblau) der N. lateralis profundus (*N. lat. prof.*), der bis in den 3. Spinalnerven zurückzuführen ist. Unmittelbar unter der Haut eine Reihe von oberflächlichen Lateralisästen (*N. lat. sup.*, *s* = superiores, *m* = medii, *i* = inferiores). Der Hauptstamm des Vagus (*X*) lateral vom Oesophagus; unter diesem die Trachea und die großen Gefäße. Vergrößerung 80-fach (Zeichenapparat von WINCKEL), auf 30-fach verkleinert.

Fig. 9. Querschnitt vom Stadium 23. Anlage des Sympathicus (Sy_1) im Zusammenhang mit Neurocyten des ersten Spinalnerven (Sp_1). Auf dem folgenden Schnitt reicht diese Anlage weiter median. *My* = Myotom. Komp.-Ok. 4, Obj. 4 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 10. Querschnitt vom Stadium 22. Dasselbe wie Fig. 9. Von einem anderen Objekt als Uebersicht. Komp.-Ok. 4, Obj. 16 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 11. Querschnitt vom Stadium 26, aber mitten im Rumpf, wo weder Spinal- noch Sympathicusganglion differenziert ist. Austritt der ventralen Wurzel. Eine ventrale, aus der Ganglienleiste vorspringende Zellgruppe ist vielleicht der Vorläufer der Sympathicusanlage (*Sy*?). Komp.-Ok. 4, Obj. 8 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 12. Querschnitt vom Stadium 16 (33—34 Urwirbel). Zwischen Myotom (grau) und Rückenmark (blau) zieht die Ganglienleiste (Kerne eingezeichnet) nach abwärts und umgibt die eben austretende ventrale Wurzel. Komp.-Ok. 4, Obj. 8 mm. Auf $^1/_2$ verkleinert.

Tafel 25.

Sämtliche Figuren sind durch graphische Rekonstruktion unter dem Zeichenapparat hergestellt. Rek. 1—6 bei 95-facher; Rek. 7 und 8 bei 36-facher; Rek. 9 bei 32-facher Vergrößerung. Bei der Reproduktion sind 1—6 auf die Hälfte, 6—8 auf $^8/_9$ verkleinert, so daß die 3 letzten die gleiche Vergrößerung 32 besitzen.

Durch Tönung hervorgehoben sind Hirnrohr und Olfactorius, Chorda, Ohrblase, zum Teil Ekto- und Entoderm, sowie Herz und Pericard, sowie die Encephalomeren. Trachea.

Rot: Mesomeren. Eine ausgezogene Linie entspricht einem deutlichen typischen Myotom, wo sie ventral nicht abgeschlossen (Rek. 6), ist die Seitenplatte noch im Zusammenhang mit dem Myotom. Wo keine typischen Mesomeren vor-

handen, sind die Gebilde punktiert; mit einer Linie aber umzogen, wo es sich um differenzierte Massen innerhalb des Mesenchyms handelt. Die Bezeichnungen der Myotome nach FÜRBRINGERs Nomenklatur.

Blaugrün: Visceralspalten.

Hellgrün: Glossopharyngeus-Vagus.

Orange: Facialis.

Blau: Trigeminus. Außerdem in Rek. 9 Lymphherzen und schraffiert Kiemenbogenknorpel.

Grau punktiert: Acustico-Facialis in den jungen Stadien, Acusticus in den älteren Stadien, Spinalganglien in Rek. 7—9 und Kiemenloch (Rek. 9) sowie ultimobranchialer Körper.

Schraffiert: Hypophyse und Thyreoidea.

Rek. 1. Stadium 1. Medullarwülste noch offen, aber seitlich schon aufgerollt, daher überragen diese (heller getönt) den Medianschnitt. Das Urdarmdach ist kranial heller (vegetative Zellen *vz*) und geht dann in die dunklere Dorsalplatte (animale Zellen *az*) über. Zwei Urwirbel sind typisch ausgebildet *w* und *y*; die kaudal folgenden *y* und *z* abgeschnürt, ohne deutliche Urwirbelhöhle. Kranial von *w* eine Zellmasse, die zwei Lichtungen zeigt und die ich als die Somiten *u* und *v* anspreche. Sie sind nicht scharf voneinander getrennt. Zellkerne und Dotterplättchen konnten im Projektionszeichenapparat nicht unterschieden werden und sind auch auf der Zeichnung gleichmäßig wiedergegeben.

Rek. 2. Stadium von 6 postotischen Somiten. 1. Visceraltasche angedeutet. Das Hirnrohr ist seitlich wellenförmig vorgebaucht. Durch Wellenberge wird die Grenze eines Neuromers (?) angedeutet (graue Linie). Diese Segmentierung erstreckt sich weit kaudad über die Mesodermsegmentierung hinaus.

Rek. 3. Stadium von 9 postotischen Somiten. Die Wellenlinie ist von lateralen Schnitten der Hirnwand eingetragen und bezeichnet die Neuromeren. Die Grenze von der Chordaplatte (animale Zellen, dunkel) und dem hellen entodermalen Urdarmdach sehr deutlich.

Rek. 4. Stadium 10 von 16 Segmenten. Die Chorda (dunkler) ist vom Entoderm (hell) unterwachsen. Die Encephalomeren (durch graue Zahlen bezeichnet) sind zum Teil völlig ausgebildet. Protoneuromer vom 1. Encephalomer nicht trennbar, daher hier punktierte Grenzlinie. Die 2. Visceraltasche vollendet. Somit $u = 3$. Somit VAN WIJHEs. M = Mandibularhöhle, deren Zellkerne hier genau eingetragen sind, um die Uebereinstimmung mit einem Urwirbel zu zeigen. Darunter (rot punktiert) eine mediale Mesodermmasse, wahrscheinlich die Anlage der Prämandibularmasse. Die Ohranlage noch im Plakodenstadium, d. h. keine Einstülpung, sondern nur eine Verdickung der Epidermis. Kranial die Facialisplakode ebenfalls getrennt. Leistenfacialisganglion punktiert. Ebenso Vagusgruppe andeutungsweise vorhanden.

Rek. 5. Stadium 12. 34 Segmente. Am Ende der Chorda die Prämandibularhöhle. Vor ihr in der Projektion die Mandibularhöhle (M). Am 2. Rumpfsegment ist die 1. Vornierenanlage (n_1), Ohrblase nicht geschlossen. 3 Visceralspalten. Hirnbeuge eingetreten. 5 ausgeprägte Encephalomeren (2—5).

Rek. 6. Stadium 17 mit etwa 45 Urwirbeln. Somit *x* und *y* gehen ventral in unsegmentiertes Mesoderm über; *w* ganz mesenchymatös; *u* und *v* als dichtere Zellansammlungen von der Umgebung differenziert. 4 Visceraltaschen durchgebrochen. Die 2. fällt auf der Projektion zusammen mit der Thyreoideaanlage (gestrichelt), unter der die Herz- und Pericardanlage sich befindet.

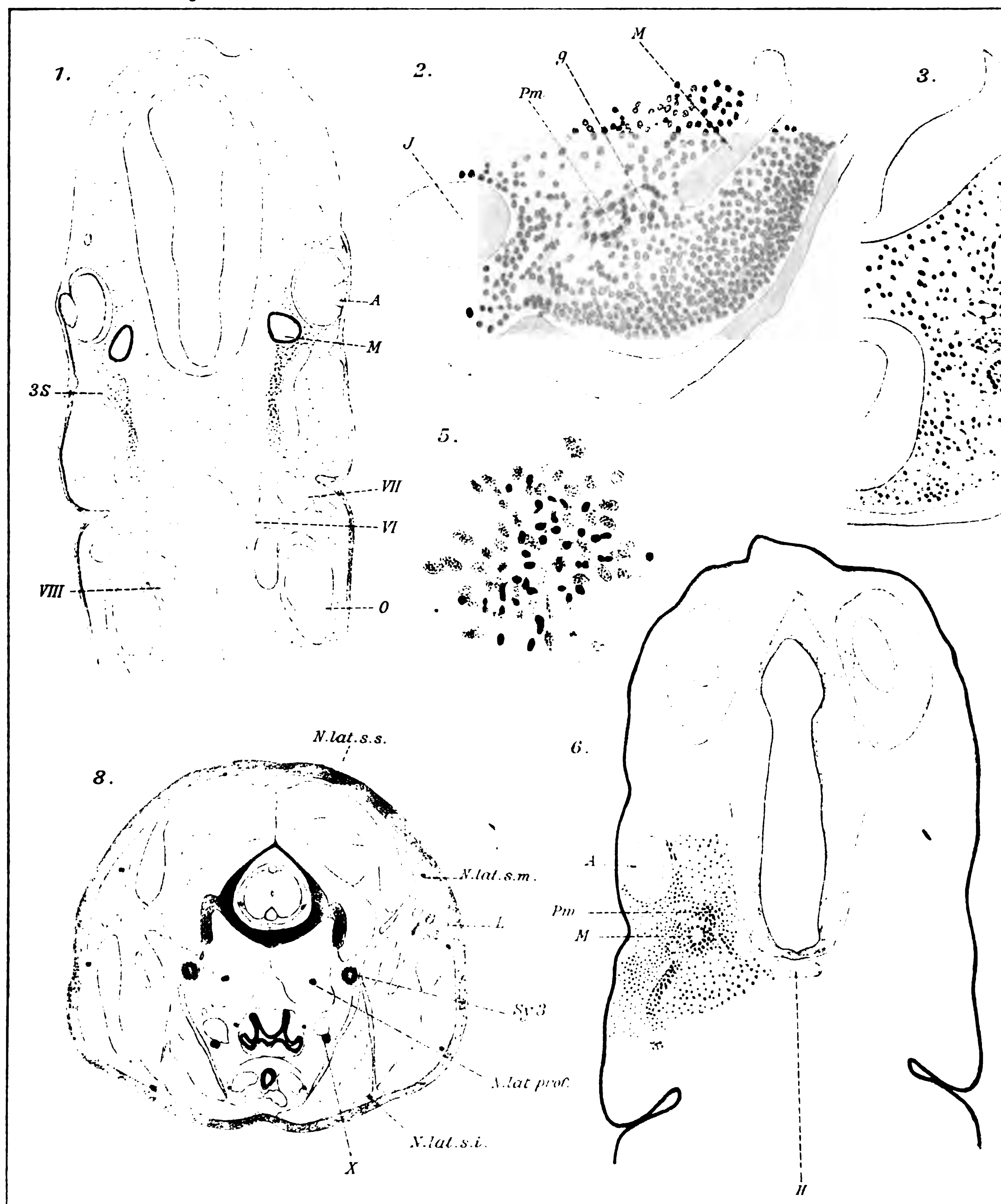
Rek. 7. Stadium 27. 5 Visceralspalten durchgebrochen, die 6. angelegt. Die Spinalganglien grau punktiert eingetragen, das erste der Reihe entspricht dem 2. Spinalnerven. — Die ventralen Nerven durch Striche angedeutet. Das Auge ist punktiert eingetragen mit einem Opticusstumpf. Unterkiefer und Vorniere nur angedeutet.

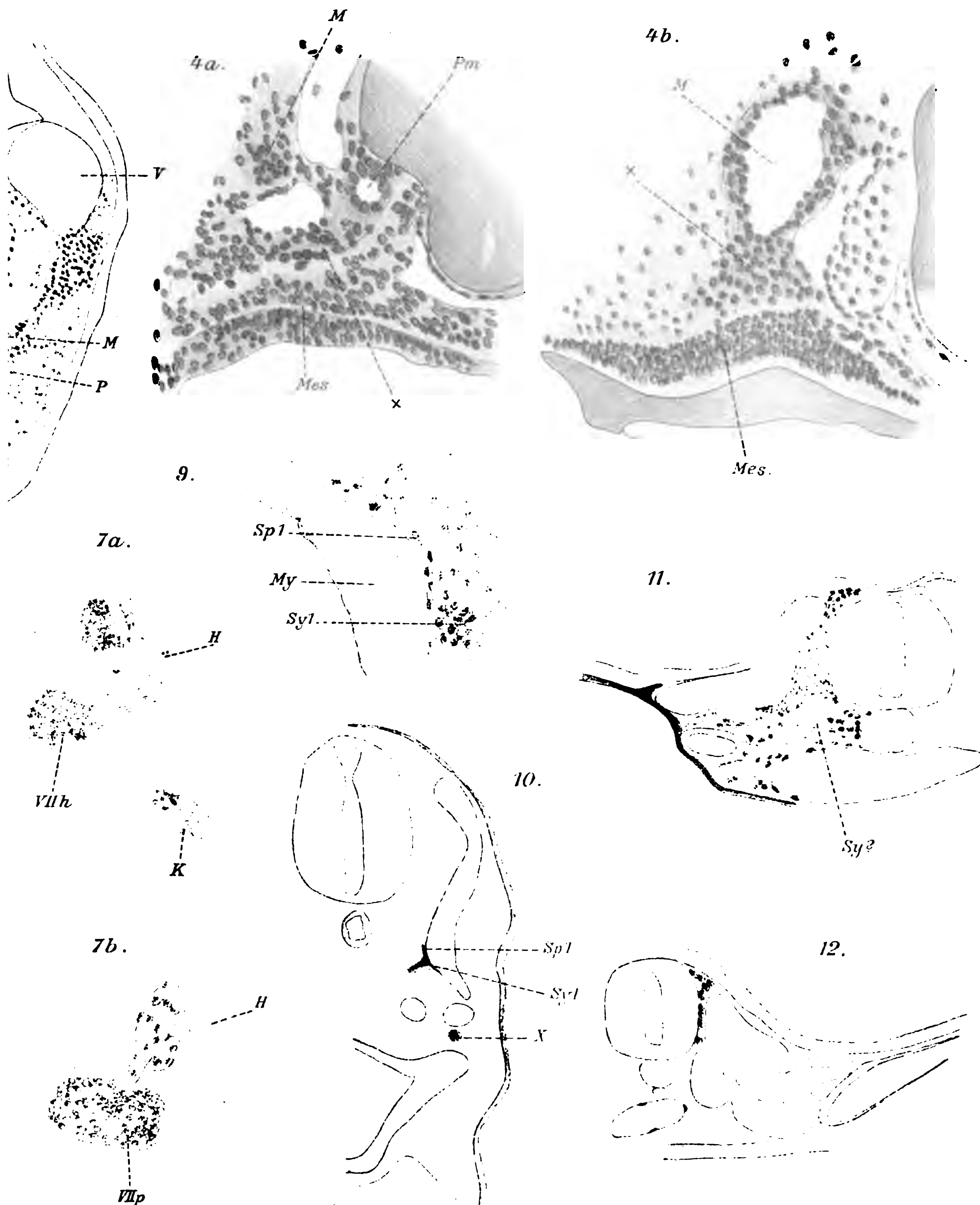
Rek. 8. Stadium 34 (2 cm lange Larve). 6 Visceraltaschen durchgebrochen. Somit *y* im Verschwinden begriffen. Das 2. sympathische Ganglion (gelb) winzig im Verhältnis zum 1. und 3. Von Augenmuskelnerven ist III und VI dunkelgrau eingetragen.

Rek. 9. Larve vom Stadium 45. Ueberblick des peripheren Nervensystems des Kopfes. Die einzelnen Nerven sind durch die oben bezeichneten Farben charakterisiert. Die einzelnen Aeste durch Vergleich mit den Textfiguren ersichtlich. Augenmuskelnerven wie Spinalnerven grau. Deutlich sieht man, wie der Trochlearis IV, ohne den Oculomotorius je zu schneiden, rostral von ihm verläuft. Die Lymphherzen sind blau eingetragen, ebenso schraffiert und leicht getönt die knorpeligen Kiemenbogen. *D* = Dermatomeren, *Tr* = Trachea, *T* = Tentakel vom R. ophthalmicus sup. VII versorgt. *W* = Wirbelsäule.

Inhalt.

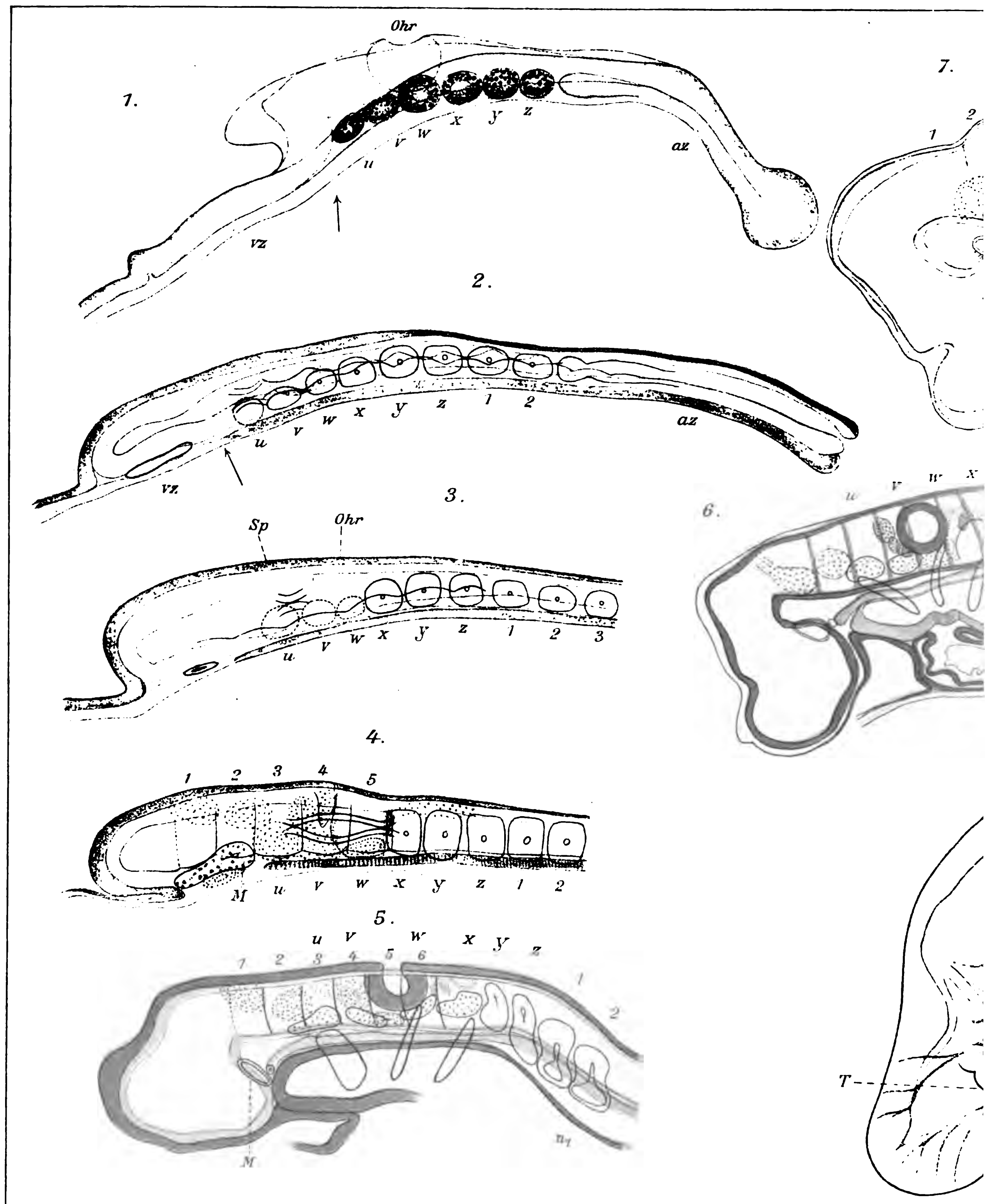
	Seite
Einleitung	375
I. Spezieller Teil	376
1. Occipitalregion	376
a) Nerven	376
b) Knochen	388
Occipitalbogen	388
Atlas	389
2. Augenmuskelnerven	393
3. Augenmuskeln, ihre Entwicklung und Innervation	401
a) 3. Somit	403
b) Mandibularhöhle	404
c) Prämandibularhöhle	405
4. Die dorsalen Nerven und Ganglien	413
Trigeminus	413
Facialis	415
Vagusgruppe	416
5. Sympathicus	410
6. Sinus cephalicus	424
II. Die metameren Organsysteme im Kopfe	425
1. Neuromerie	425
2. Mesomerie	429
3. Dermatomerie	437
4. Branchiomerie	441
III. Allgemeiner Teil	448
Literaturverzeichnis	455
Tafelerklärung	457


1.
A
M
3S
VII
VI
VIII
O
2.
M
q
Pm
J
3.
5.
6.
A
Pm
M
H
8.
N.lat.s.s.
N.lat.s.m.
L
Sy3
N.lat.prof.
N.lat.s.i.
X

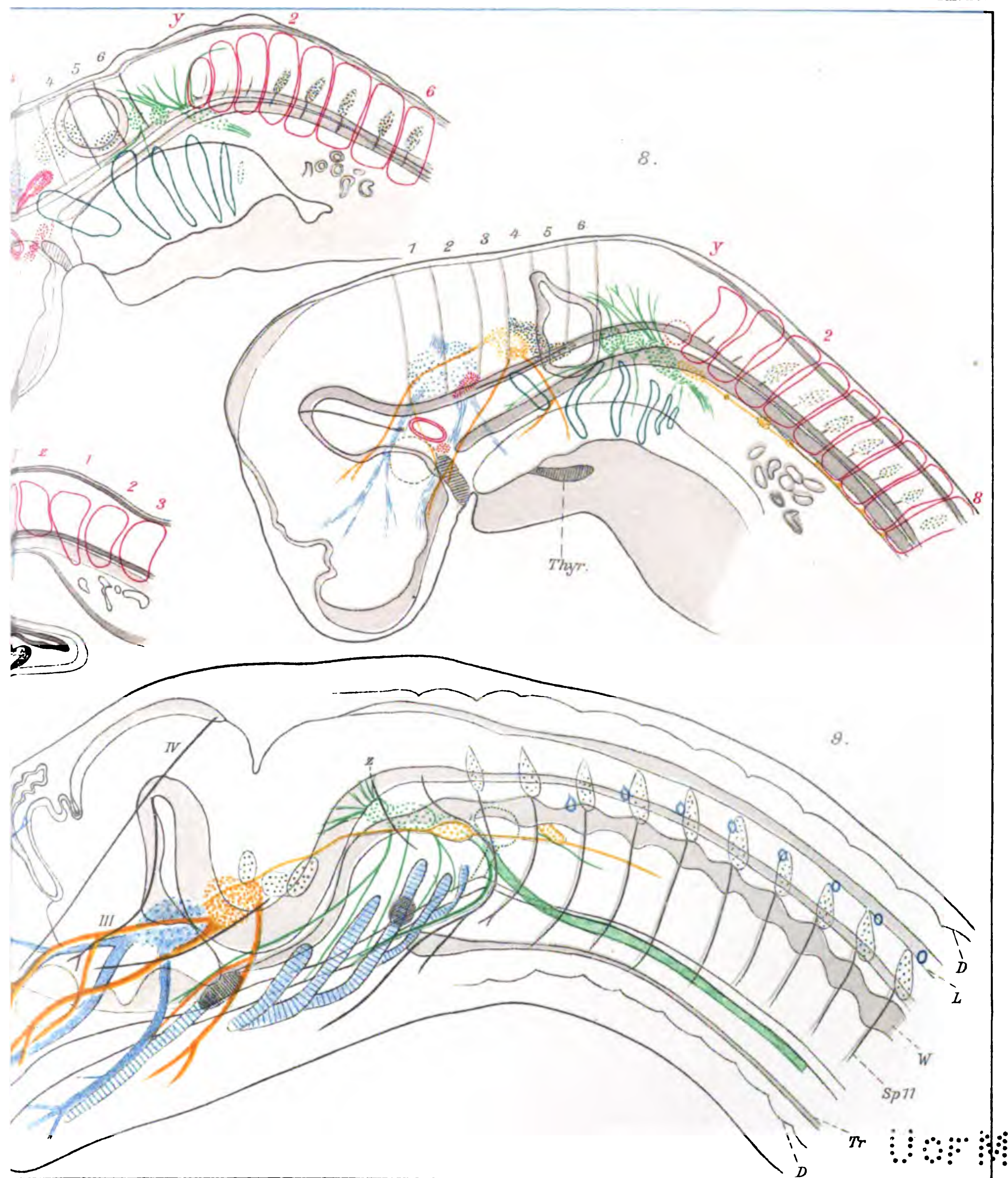


Fischer in Jena.

P. Weise Lith. Jena


1.
Ohr
x
y
z
v
w
u
az
vz
2.
u
v
w
x
y
z
1
2
az
vz
3.
Sp
Ohr
u
v
w
x
y
z
1
2
3
4.
1
2
3
4
5
M
u
v
w
x
y
z
1
2
5.
u
v
w
x
y
z
1
2
3
4
5
6
1
2
M
6.
u
v
w
x
7.
1
2
T

Verlag von



…v Fischer in Jena.
P. Weise, Lith., Jena.

IX.

Ueber die

Traubenwickler (Conchylis ambiguella Hübn. und Polychrosis botrana Schiff)

und ihre Bekämpfung, mit Berücksichtigung natürlicher Bekämpfungsfaktoren.

Von

Dr. Schwangart,

Vorstand der zoologischen Abteilung an der Kgl. Lehr- und Versuchsanstalt für Wein- und Obstbau in Neustadt a. d. Hdt.

Mit Tafel 26—28.

Zu den Schädlingen, mit deren Bekämpfung sich die angewandte Naturwissenschaft jetzt vorwiegend beschäftigt, gehört der gefürchtete „Heu- und Sauerwurm" der Winzer. Es handelt sich um Raupen zweier Tortricidenarten von einander ähnlicher Lebensweise, des „einbindigen" und des „bekreuzten" Traubenwicklers (Conchylis ambiguella HÜBN. und Polychrosis botrana SCHIFF.). Beide Raupen leben im Frühling von den Blüten, im Spätsommer und Herbst von den Trauben der Weinrebe. Sie zeitigen mindestens zwei Generationen. Die Sommerpuppen leben auf der Rinde, in den Blütenständen, in vertroknetem Laub etc. — mit Vorliebe in den vom „Laub-" oder „Springwurm" hergestellten Battwickeln —, die Winterpuppen (stets in Cocons) unter der abgestoßenen Rinde an den Stöcken, sonst aber auch an Pfählen, bei Drahterziehung an den zur Befestigung der Stöcke dienenden Pflöcken („Stickeln", „Stiefeln" der Winzer), kurz in allen möglichen Verstecken, die sich im Weinberg finden, nur normalerweise nicht an der Erde oder an Gegenständen, die mit der Erde unmittelbar in Berührung stehen.

Es handelt sich um eine internationale Kalamität; nicht nur die bedeutendsten weinbautreibenden Länder Europas sind heimgesucht, auch Nordamerika hat seine Polychrosis viteana CLEM. („Grape berry moth"). SLINGERLAND und KEARFOTT (1904) haben sich von der Selbständigkeit dieser Art überzeugt. Nach CHITTENDEN (1901) käme aber auch P. botrana in den Vereinigten Staaten vor; er beschreibt sie von dort als Rosenschädling[1]). — In Gegenden, welche dem Weinbau fernstehen, macht man sich meist keinen Begriff von der wirtschaftlichen Bedeutung dieser Kalamität: in der Gironde allein haben die Winzer nach F. BUHL (Stenogramm der Verhandl. der bayer. Kammer, 1909) in den letzten 10 Jahren etwa für 150 Millionen Franken einge-

1) Beide Wicklerarten sind ausgesprochen polyphag. Ich gebe im folgenden Belege hierzu aus der Literatur. Außerdem hat DEWITZ gefangene Raupen mit zahlreichen Pflanzen gefüttert. Ich selbst bin mit Untersuchungen darüber im Freien beschäftigt und habe bereits starken Befall an mehreren der von DEWITZ genannten Pflanzen festgestellt. Die Untersuchungen sollen erst noch weiter ausgedehnt werden. Sicher ist, daß die von solchen Nährpflanzen bestandene Fläche neben der vom Weinbau eingenommenen sehr gering ist; eine Bekämpfung kann dadurch nicht vereitelt werden.

büßt; der Verlust in der Pfalz, dem größten zusammenhängenden Weinbaugebiete in Deutschland, wurde danach für 1906 auf 8 Millionen eingeschätzt, er betrug in den letzten 10 Jahren sicherlich immer mehrere Millionen pro Jahr. Seit 12 Jahren hat sich kein nennenswerter zeitweiliger Rückgang im Auftreten des Schädlings gezeigt, eine Tatsache, welche den Verlauf dieser Insekteninvasion von vornherein eigenartig erscheinen läßt.

Ueber die Lebensweise und die Bekämpfung des Traubenwicklers sind entsprechend der Bedeutung des Gegenstandes mehrere zusammenfassende Darstellungen erschienen, in neuerer Zeit die von J. DEWITZ (1907), L. HILTNER (1907) und von CAPUS und FEYTAUD (1909). Ich beschränke mich deshalb hier auf Mitteilung eigener Erfahrungen und Ansichten, die ich seit Beginn meiner Tätigkeit im Jahre 1907 in der Pfalz und in Franken gewonnen habe, und verweise im übrigen auf die genannten Schriften. DEWITZ (1906) gibt auch eine eingehende Beschreibung der postembryonalen Entwicklungsstadien beider Wicklerarten. — Die Literatur über Bekämpfungsmittel ist unübersehbar geworden, die Priorität wird von vielen Autoren nicht berücksichtigt.

I. Zur Biologie der Traubenwickler.

„Wurmschäden“ an den Trauben und „Wurmjahre“ werden schon in alten Zeiten des Weinbaues gemeldet (vgl. FR. BASSERMANN-JORDAN 1907). Erörterung verdient die Frage nach dem **Beginne des Auftretens** von P. botrana neben C. ambiguella in Deutschland. Die Frage ist von gleichem Interesse für die Praxis wie für die Biologie. Fest steht, daß um die Mitte des vorigen Jahrhunderts P. botrana in der Pfalz und in den nördlichen Weinbaugebieten Deutschlands und Frankreichs als Schädling nicht bekannt war. Oeffentlich bekannt gemacht hat sie bei uns als erster A. ZSCHOKKE (1898). Einen sorgfältigen Bericht besitzen wir von G. FROELICH (1907) über das Erscheinen der Art in der Gegend von Edenkoben: „In früheren Jahren hatten wir nahezu ausschließlich mit der einbindigen Traubenmotte zu rechnen, seit einer Reihe von Jahren gesellte sich zu diesem Schädling die bis dahin unbekannte bekreuzte Art (Tortrix botrana); trotzdem[1]) war mir dieselbe als Kleinschmetterling, den man hie und da einmal antraf, bekannt. 1870 konnte keiner der mir bekannten Entomologen ihn bestimmen. Erst im Mai 1898 sah ich diese Art massenhaft, etwa im Verhältnis von 10 botrana zu 1 ambiguella in den Weinbergen von Forst und Deidesheim.“ E. L. TASCHENBERG (1870) sagt über den Traubenwickler: „Nun gibt es aber noch eine zweite Raupe, welche genau so leben soll, wie ambiguella,

1) Ich erlaube mir, hier und weiterhin wichtige Stellen in Zitaten durch Sperrdruck hervorzuheben.

weniger aber in den Bergen als an dem Spalierweine in Böhmen, bei Wien, in Bayern und bei Frankfurt a. M." Es folgt eine deutliche Kennzeichnung von botrana. „Der ihr entstammte Schmetterling heißt der bekreuzte Traubenwickler, Tortrix (Grapholitha) botrana. . . . Da ich von dieser Art aus eigener Anschauung nichts kenne", usw. Die Redaktion der „Annalen der Oenologie" fügt hinzu: „Die im Herbste 1868 aus dem badischen Oberlande eingesandten kleinen Schmetterlinge . . . waren vorherrschend grau von Farbe. . . . Da wir in die Sorgfalt der Beobachtung des betreffenden Herrn Einsenders nicht den geringsten Zweifel setzen können, müssen wir annehmen, die damals eingesandten Motten stammten aus einer anderen Larve, vielleicht waren es die . . . erwähnten bekreuzten Traubenwickler gewesen." V. KOLLAR (1837) führt P. botrana aus der Umgebung Wiens als an Spalieren, zu Zeiten aber auch in freien Weinbergen heimisch an und nennt besonders die Jahrgänge 1816, 1817, 1828, 1836. — Nach Ansicht des hervorragenden Entomologen SCHMIDT-GÖBEL (1882) ist es möglich, daß schon die Autoren der durch die kurpfälzische Akademie im Jahre 1767 preisgekrönten Schriften „Von denen Rebenstichern" (Rhynchites betuleti), den „Weißen Wurm", d. i. „die Raupe des bekreuzten Traubenwicklers zur Larve des Rebstechers machten". In seiner „Praktischen Insektenkunde" (1880) führt E. L. TASCHENBERG P. botrana wieder auf aus Böhmen, bei Wien, Bayern, Frankfurt a. M., auch von Nordamerika. Alle Angaben sprechen dafür, daß P. botrana seit lange, und bevor sie am Rhein neuerdings zum bösartigen Schädling wurde, auch in den nördlichen weinbautreibenden Ländern weit verbreitet war.

Sie ist dort auch an anderen Nährpflanzen neben der Rebe festgestellt worden. G. LÜSTNER fand sie im Rheingau häufig an Ampelopsis neben C. ambiguella. DISQUE (1907 und 1908) führt sie unter den pfälzischen Kleinschmetterlingen auf Clematis vittalba an, wieder zusammen mit C. ambiguella; er äußerte mir gegenüber die Ansicht, daß sie dort längst heimisch gewesen sei. AUG. HARTMANN (1879) gibt als Nährpflanzen neben Vitis vinifera Daphne Gnidium an (die letztere aus Italien).

Dennoch ist es eine weit verbreitete Annahme, daß Polychrosis botrana eingeschleppt oder eingewandert sei, und dabei wird bald ein Neuauftreten in den nördlicheren Weinbaugebieten überhaupt, bald eine Einwanderung, bald eine Einschleppung des Schädlings angenommen.

Die verschiedenen Versionen sind in Hand- und Lehrbücher übergegangen (BABO und MACH 1910, RÜBSAMEN 1909). Solche Anschauungen müßten indessen schon um ihrer tiergeographischen Bedeutung willen fest gegründet sein. „Allem Anscheine", heißt es bei RÜBSAMEN „ist der bekreuzte Traubenwickler kein in Deutschland einheimisches Tier, sondern aus Italien, wahrscheinlich mit Weintrauben, eingeschleppt worden." DEWITZ (1907) meint:

„Dann aber wanderte von den Mittelmeerländern, von Italien, eine zweite, die bekreuzte Art, nach Norden, um sich hier in gewissen Gegenden schnell zu verbreiten und an Schädlichkeit die alte, eingesessene Art zu übertreffen.“ LÜSTNER (1909) erklärt sich das massenhafte Auftreten im Rheingau durch die Wahrnehmung, daß der Schädling mit Trauben nach Wiesbaden gelangte, und zwar ist es „ganz sicher, daß der bekreuzte Traubenwickler mit Kurtrauben und Trauben zur Weinbereitung aus den südlichen weinbautreibenden Ländern zu uns gekommen ist“. Er sagt dann im Bericht der Kgl. Lehranstalt zu Geisenheim für 1908: „In früheren Jahren ist der bekreuzte Wickler im Rheingau nicht vorhanden gewesen. Erst seit ungefähr 10 Jahren wird er hier beobachtet. Zunächst zeigte er sich nur ganz vereinzelt an Hausstöcken, ging dann in geschützt gelegene Weinberge über und jetzt ist er bereits auch in freien Lagen zu finden. Es ist höchst wahrscheinlich, daß er aus südlichen weinbautreibenden Ländern bei uns eingeführt ist.“

Die gleiche Auffassung wird für Frankreich vertreten. „En France c'est dans les Alpes maritimes, qu'on a trouvé d'abord l'Eudémis“ (Polychrosis botrana). „En 1891, M. KEHRIG la rencontra sur des treilles et des espaliers dans quelques jardins de la partie sud de Bordeaux. L'insecte avait sans doute été introduit accidentellement dans notre ville avec les plants ou avec des raisins secs provenant d'Italie ou des Alpes maritimes. . . . L'invasion était en effet imminente. L'année suivante, l'Eudémis est déjà répandue dans presque tous les vignobles de Villenave-d'Ornon et de Leognon“ (durch Wanderung oder durch Verschleppung?) (CAPUS et FEYTAUD 1909). Die Autoren sind übrigens orientiert über die frühzeitige Verbreitung der Art an weit voneinander entfernten und zum Teil klimatisch weniger begünstigten Oertlichkeiten: „Signalée au XVIII[e] siècle en Autriche, plus tard en divers pays d'Europe et jusqu'aux Etats-Unis“ (?), „l'Eudémis s'était installée plus particulièrement en Italie, où TARGIONI-TOZETTI l'étudia vers 1875.“

Auch ich habe zu der Frage Stellung genommen (1909 I). „Als Weinbauschädling von Bedeutung wurde er bei uns zuerst Mitte der 90er Jahre festgestellt. Da er in den Weinbergen südlicher Länder früher bemerkt worden ist, hat man auf eine Einwanderung von Süden her geschlossen; diese Annahme ist jedoch unnötig, es gibt vielmehr Beispiele genug davon, daß Raupen, die sonst selten waren oder auf wildwachsenden Pflanzen lebten, infolge rasch eintretender Vermehrung massenhaft in Kulturen aufgetreten und auf diesen eine Zeitlang zum Schaden der Landwirtschaft gut gediehen sind. Auf diese Weise kann der bekreuzte Wickler an vom Klima begünstigten Oertlichkeiten überhand genommen haben und von dort aus weiter vorgedrungen sein.“ Meines Erachtens ist in der soeben zitierten, von Autoren der angewandten Wissenschaft herrührenden Lite-

ratur keine zureichende Begründung enthalten für die Behauptung einer neuerlichen Zuwanderung oder Einschleppung der Art Polychrosis botrana als solcher überhaupt oder als Weinbauschädling in das französische oder deutsche Weinbaugebiet.

Andererseits befinde ich mich auf Grund meiner Untersuchungen insoweit mit LÜSTNER (und zugleich mit älteren zitierten Autoren) in Uebereinstimmung, als auch ich auf ein Vordringen dieser Wärme liebenden Art von geschützten Oertlichkeiten aus in freiere Lagen schließen konnte und außerdem habe ich die Wahrscheinlichkeit gewonnen, daß innerhalb des deutschen Weinbaugebietes ein Vorschreiten von Vermehrungszentren aus nach verschiedenen Richtungen stattfindet. So stellt in der Pfalz die Gegend an der mittleren Haardt (Gemarkungen Deidesheim, Forst, Wachenheim, Bad Dürkheim) infolge ihres begünstigten Klimas ein Ausgangszentrum dar; nach meinen Erhebungen im Jahre 1907 kamen dort, je nach der Oertlichkeit, bis zu 95 Proz. des Befalles auf P. botrana; bei Neustadt (am Ausgange eines Quertales der Haardt gelegen und daher Luftströmungen mehr ausgesetzt) bis 70 Proz., bei Frankweiler (hochgelegene, kühlere Gemarkung) nur 1—6 Proz., je nach der Lage usw. Verbreitet war die Art übrigens wohl damals schon im ganzen vorderpfälzischen Weinbaugebiet. Im folgenden Jahre machte sie auch in den kühleren Gemarkungen Fortschritte. So stand z. B. Maikammer, das im Jahre 1907, seiner Lage entsprechend, hinter Neustadt zurückblieb, 1909 an manchen Stellen Deidesheim kaum mehr nach. Nimmt man hier ein tatsächliches Vorschreiten als Ursache der Verbreitung an, so ist hinzuzufügen, daß die Verbreitungswelle ebensogut gegen wie mit der vorherrschenden Windrichtung läuft. — Es muß indessen auch eine andere Erklärungsmöglichkeit des Anwachsens nach bestimmten Richtungen berücksichtigt werden: Die weniger geschützten Gemarkungen werden langsamer im Befall fortschreiten, weil dort von Hause aus und schon vor Einsetzen der abnormen Vermehrung weniger von P. botrana besiedelte Oertlichkeiten und weniger Stammindividuen vorhanden waren. Es kann hier auch Anpassung an die der Vermehrung weniger günstigen Verhältnisse in kühleren Gemarkungen mitwirkend sein. Eine Kombination dieser Faktoren ist wahrscheinlich.

Ebenso unrichtig wie die oben erwähnte Einwanderungshypothese ist die ihr entgegenstehende Behauptung, daß die „Traubenwicklermotte ein Ortstier sei und sehr wenig flugbeweglich“ (GESCHER 1905). Wer den bei der geringsten Störung oft weittragenden Flug von P. botrana wie auch bei der schwerfälligeren C. ambiguella beobachtet hat, wird das schon von vornherein nicht leicht zugeben. Die Folgerung GESCHERS, „man möge sich nicht durch die Erwägung von der Bekämpfung abhalten lassen, daß der einzelne nichts erreichen könne, wenn nicht seine Nachbarn mitarbeiten“, erweist sich in der Praxis regelmäßig als un-

zutreffend. Nur auf sehr ausgedehntem Gelände hat der Einzelne einige Aussicht, wenn er gegen die 1. Generation mit wirksamen Mitteln arbeitet, einer Reinvasion durch die 2. zu entgehen. Ein Geisenheimer Versuch, auf den sich der genannte Autor beruft, dürfte vereinzelt dastehen, es müssen besondere Verhältnisse obgewaltet haben. — Dem aufmerksameren Winzer wohlbekannt sind die häufigen Verschiebungen von Stellen mit starkem Befall innerhalb der einzelnen Gemarkungen, das „Wandern der Herde"; nur die Hauptzentren der Kalamität sind anscheinend davon ausgenommen. Wie weit bei solchen lokalen Verschiebungen Luftströmungen die Ursache sind, wie weit aktive Wanderungen, das läßt sich kaum exakt feststellen. — Man sieht, wie sehr die Ansichten über Gewohnheiten eines Tieres auseinandergehen können, das in Massen erscheint und ständig beachtet und bekämpft wird.

Unsere Wahnehmungen in diesem Punkte entsprechen nur dem, was KENNEL über die Wickler im allgemeinen sagt: „Freiwillig entfernen sich die Wickler nicht leicht vom Orte ihrer Entwicklung, resp. den Nährpflanzen ihrer Raupen. Nur wo diese größere Bestände bilden, oder in Menge über größere Flächen verstreut sind, oder wo die Raupen hochgradig polyphag leben, sind sie weniger an die Oertlichkeit gebunden." Diese Vorbedingungen für größere Beweglichkeit vereinigen sich bei unseren beiden Arten. Kommt nun lokaler Mangel an Nahrung oder Legeplätzen hinzu, so ist der Anstoß gegeben zur Entwicklung eines dritten Zustandes, des allmählichen Vorschreitens in bestimmter Richtung in weniger befallene oder noch freie Lagen und Gebietsteile. — Gleichzeitig ergibt sich von vornherein aus der Veranlagung der Tiere die Unwahrscheinlichkeit großer Wanderungen über Flächen hinweg, die nicht oder nur spärlich mit Nährpflanzen bestanden sind, so etwa aus dem französischen Weinbaugebiete in das Deutsche, oder aus Italien in die nördlichen französischen Weinbaubezirke.

Am deutlichsten erschien das **Bild einer Wanderung** bei meinen vergleichenden Untersuchungen in Unterfranken. Der Befall reichte hier vom Rhein her mainaufwärts bis an die Abhänge unterhalb des Klosters Engelsberg bei Kleinheubach; in der benachbarten Gemarkung Miltenberg, deren Weinbau von dem des Klosters durch andere Kulturen getrennt ist, war P. botrana nicht mehr zu finden. Ebenso waren die weiter mainaufwärts gelegenen Gemarkungen, darunter die klimatisch günstigeren Würzburger Lagen, verschont; dort fand sich als Schädling ausschließlich C. ambiguella. Die Untersuchungen erstreckten sich weiter aufwärts bis zur Schweinfurter „Mainleite". Man erhielt den Eindruck einer Invasion durch P. botrana vom Rheine her, die zurzeit bei Miltenberg ihre Front hatte. Nach Untersuchungen, die Dr. GERNECK-Veitshöchheim auf meine Veranlassung angestellt hat, war die Situation 1909 noch dieselbe. — Auch das Taubertal wurde „frei" von P. botrana befunden.

Um so mehr Bedeutung hat es zugunsten meiner Auffassung von der Herkunft der Art, daß Landesökonomierat DERN am Stein bei Würzburg gelegentlich vereinzelte Botranapuppen gefunden hat. Danach ist der Wickler also auch dort, und zwar an der Rebe selbst, heimisch, nur hat er sich noch nicht zum Schädling entwickelt. Eine eingehende Untersuchung der Hausgärten an Vitis, Ampelopsis, Clematis soll heuer weiteres Material zur Bearbeitung der hier berührten Fragen liefern.

An der gleichen Stelle, wo ich so interessantes Material zur Kenntnis der horizontalen Verbreitung von P. botrana bekam, an den Abhängen unterhalb des Klosters Engelsberg, erhielt ich auch am deutlichsten Aufschlüsse über die **vertikale Verbreitung beider Arten.** Die Gegend ist für derartige Untersuchungen günstig, weil die Abhänge dort in allen Höhenstufen gleichmäßig orientiert sind, im Gegensatze zur Hügellandschaft der Vorderpfalz, wo das Gelände unregelmäßig gefaltet und der Besonnung bei gleicher Höhe an verschiedenen Stellen in ungleichem Grade ausgesetzt ist. Ich fand in den höchsten (in bedeutender Höhe über dem Flusse befindlichen) Lagen nur C. ambiguella, in den mittleren beide Arten, in den unteren P. botrana in überwiegender Anzahl. Die tieferen Lagen dürften hier klimatisch etwa den unteren Hügellagen vorderpfälzischer Gemarkungen entsprechen. In der Pfalz pflegt C. ambiguella nach den obersten Lagen und nach der Ebene hin zuzunehmen, während P. botrana sich in den Mittellagen und den tieferen Hügellagen vorwiegend verbreitet. Das Verhalten der letzteren Art erklärt sich aus ihrer Vorliebe für Wärme, das von C. ambiguella läßt sich aber nicht ohne weiteres aus einer entgegengesetzt gerichteten Neigung erklären: denn einmal geht aus älteren Berichten nirgends hervor, daß vor dem Ueberhandnehmen von P. botrana die qualitativ besseren Lagen etwa geringeren Wurmschaden gehabt hätten — das hätte man doch sicher hervorgehoben — und dann habe ich in südlichen Gegenden auch in warmen Lagen starken Befall durch C. ambiguella angetroffen, so an einem nach Süden gekehrten Spalier im Val Sugana. Mit diesem Verhalten von C. ambiguella in ihrer vertikalen Verbreitung zu P. botrana stimmt überein, daß sie in ganzen Gemarkungen, sobald P. botrana stark überhand nimmt, zurücktritt, ja stellenweise selten wird. Ich glaube, es handelt sich auch da nicht etwa nur um meteorologische Einwirkungen, sondern um einen **direkten Einfluß** einer Art auf die andere. Ueber die Natur dieses Einflusses sind auch bei genauer Kenntnis der Lebensweise beider zunächst nur Vermutungen möglich. Es würde nicht lohnen, sich damit aufzuhalten. — Die gleiche Auffassung aber äußern CAPUS und FEYTAUD: „L'Eudémis par contre s'est répandu d'abord dans les sols graveleux de la Gironde, puis dans les côtes; elle abonde sur les points chauds et abrités; mais lorsque des conditions favorables

ont permis sa grande multiplication, elle a étendu également ses ravages sur les plaines et c'est ainsi qu'elle a rencontrée la cochylis et l'a fait disparaitre."

Im Jahre 1907 war in der Vorderpfalz noch ein deutlicher Unterschied im Befall zu konstatieren, je nach der Erziehungsart der Reben. Wo hohe und niedrige Erziehungsart aneinandergrenzen (vgl. Fig. 1 mit Fig. 2) fand man unter sonst gleichen Bedingungen den Befall entschieden stärker bei niedriger. In den späteren Jahren, vielleicht infolge der Zunahme von P. botrana an der betreffenden Stelle (Grenze zwischen Neustadter und Hambacher Gemarkung) war der Unterschied nicht mehr zu bemerken. Meines Erachtens kamen zwei Faktoren in Betracht, die immerhin praktisch eine Rolle spielen. Die Zahl der an den Weinstöcken lebenden Tiere ist bei der üppigeren hohen Erziehung eine größere; vor allem finden sich an den hohen Stämmen weit mehr und geeignetere Winterquartiere. Diese kommen den natürlichen Feinden des Schädlings, Raubinsekten und Spinnen, zugute. Dann aber bietet die hohe Erziehungsart dem Schädling gegenüber auch den Vorteil, daß die Trauben dem Einflusse der vom Boden zurückgestrahlten Wärme mehr entzogen sind. Bei niedriger Erziehung sind dementsprechend die tiefhängenden Trauben von der Raupe bevorzugt, die meisten von ihnen gehen total zugrunde. Manche Besitzer haben deshalb angefangen, ihre Stöcke, entgegen der strengen Tradition des Qualitätsbaues, auf etwas höheren Wuchs zu behandeln.

Einen weiteren Anziehungspunkt bei der Eiablage bildet die dichte Belaubung. Auch dieser Neigung des Wicklers wird in der Technik des Weinbaues Rechnung getragen: in Gegenden mit starkem Befall sucht man die Stöcke im Wachstum einzudämmen, damit bei geringerem Ansatz wenigstens gesunde Beeren erhalten bleiben. Auch lichtet man zuweilen das Laub mehr als der Reife der Trauben zuträglich ist.

Es ist seit lange bekannt, daß der Traubenwickler — anscheinend von beiden Arten — bestimmte Sorten bevorzugt. So hat er leider eine besondere Vorliebe für unsere wertvollste, den Riesling. Von den gangbaren Sorten in Franken wird auch der Elbling besonders gern angenommen. Um den Grad der Bevorzugung des Rieslings vor einer anderen, ebenfalls viel angebauten Sorte am gleichen Orte festzustellen, wurde im vergangenen Jahre ein Versuch angestellt. Vergleichende Zählungen ergaben eine bedeutende Differenz im Befall und bewiesen zugleich, daß sich die Raupen bei gemischtem Satze noch besonders auf den Riesling konzentrieren. Es ergaben sich:

Für Sylvaner	(in gemischtem Satz)	auf	100	Blütenstände	50	Raupen
„ Riesling	(„ reinem „)	„	100	„	163	„
„ „	(„ gemischtem „)	„	100	„	220	„

Die Erfahrung hat aber gelehrt, daß Sylvanerbau, wo er überwiegend betrieben wird, wie z. B. im ganzen pfälzischen Oberland, nicht imstande ist, der Ueberhandnahme beider Wicklerarten auf die Dauer entgegenzuwirken. Es scheint sich nur um eine Vorliebe der Imago bei der Eiablage zu handeln, vielleicht verursacht durch die Besonderheit des Duftes, nicht um schlechteres Gedeihen der Raupe auf Sylvaner.

Bezüglich der Eiablage kann ich ferner eine mir von Dr. FR. BASSERMANN-JORDAN mitgeteilte Beobachtung bestätigen, wonach die Raupen in der Mehrzahl auf der Ostseite der Blütenstände auftreten. Der genannte Beobachter nimmt an, meines Erachtens mit Recht, daß diese Art des Auftretens von dem Verhalten des Schmetterlings abhängt, der bei der Eiablage auf der Ostseite am wenigsten von Wind und Wetter belästigt wird. Es dürfte damit ein Wink für die Spritztechnik bei der chemischen Bekämpfung gegeben sein: speziell bei der Verwendung von Mitteln, die kurz vor oder gleichzeitig mit dem ersten Auftreten der Generation appliziert werden sollen, müßten die Stöcke von Osten her besonders sorgfältig behandelt werden.

Bezüglich der Ernährung ist zu sagen, daß die Botrana-Raupe wiederholt (von A. ZSCHOKKE und mir) in den Wipfeln, das Laub fressend, beobachtet wurde. Es ist kein Anhaltspunkt dafür gegeben, daß es sich dann bei diesem Tiere, das sonst von den Blüten und Trauben lebt, um eine krankhafte Erscheinung handeln sollte, etwa wie bei der Nonnenraupe, wenn sie wipfelt, oder bei der Raupe von Oenophthira pilleriana SCHIFF., dem „Laubwurm", wenn er infolge von Tachinose sich auf der Fläche der Blätter zeigt, statt sich in seinem Verstecke aufzuhalten (vgl. meine Mitteilungen 1909, 5). Wir ersehen daraus vielmehr, daß die Botranaraupe nicht auf Blüten und Trauben angewiesen ist, und für manche Winzer ergibt sich die Lehre, daß schon aus diesem Grunde der vielfach als Radikalmittel geforderte vorzeitige Herbst — der überdies nach ihrem Wunsche nicht so früh angesetzt werden dürfte, daß die Trauben verloren wären — auch nicht zur Ausrottung des Schädlings führen könnte.

In der Generationsfolge während der Vegetationszeit hat man den Unterschied zwischen beiden Arten festgestellt, daß C. ambiguella in der Regel nur zwei Generationen (die Raupe der ersten als „Heuwurm" in den Blüten, die der zweiten als „Sauerwurm" in den Trauben) hervorbringt, P. botrana dagegen unter einigermaßen günstigen Verhältnissen deren drei, nach CAPUS und FEYTAUD im Süden Frankreichs zuweilen vier, wovon dann zwei resp. drei zur Sauerwurmperiode gerechnet werden. Eine Ausnahme für C. ambiguella zeigte der Herbst 1908, wo bei uns ein lebhafter dritter Flug stattfand infolge der ungewöhnlichen Wärme zu Anfang Oktober. P. botrana bringt es auch in unserem begünstigten Pfälzer Klima zuweilen zu einer unvollständigen vierten Generation, wenigstens

bekam ich noch gegen Ende November in zwei Jahrgängen junge Raupen; sie waren an verspätet gereiften und deshalb bei der Lese übergangenen Trauben aufgefunden und verhielten sich normal, obgleich in einem Falle die Nacht vorher eine Temperatur von — 2° geherrscht hatte. Wir wären danach vielleicht auch den nordfranzösischen Weinbaugebieten klimatisch voraus.

Von einschneidender Bedeutung für die Bekämpfung sind die **Unterschiede im Verlaufe des Auftretens** von P. botrana bei uns im Vergleiche mit ihrem Verhalten in südlichen Weinbaugebieten. Ich will hier nur die Tatsachen berühren, die praktische Seite soll im Abschnitte über die Bekämpfung berücksichtigt werden. Auf Befragen hat mir Herr Weinbaufachlehrer CAPUS, der seit Jahren in Gemeinschaft mit dem Zoologen Dr. FEYTAUD von der Universität Bordeaux die Bekämpfung in der Gironde leitet, bei meiner Anwesenheit auf dem Kongreß der „Association des viticulteurs" die Vermutung bestätigt, daß in jenem südlichen Gebiete

1) die Generationen von P. botrana deutlich, d. h. für jedermann kenntlich, voneinander geschieden sind und

2) innerhalb der Generationen auch die einzelnen Stände (Imago, Puppe, Raupe) in ihrem Auftreten ein derartig geschlossenes Bild zeigen (vgl. meinen Aufsatz 1909, 2).

Ganz anders bei uns! Schon der Frühjahrsflug verläuft verzettelt; er beginnt etwa Mitte April (vor dem von C. ambiguella und vor dem Austreiben der Reben) mit dem Erscheinen vereinzelter Schmetterlinge, nimmt nach dem ersten Maidrittel stark zu und erreicht im letzten seinen Höhestand. Gerade in dieser Periode aber neigt er ständig zum Abebben, und es wird kein einheitlicher Höhepunkt erreicht, wie er in Südfrankreich von Versuchsanstellern und auch in der Praxis als Signal für den Beginn bestimmter Bekämpfungsarbeiten betrachtet wird.

Noch ungleichmäßiger ist dann natürlich das Erscheinen der zu dieser Generation gehörigen Raupen; ihre Freßperiode zieht sich von Beginn des letzten Maidrittels durch den ganzen Juni hin; die zuletzt heranwachsenden Raupen der 1. Generation gehen auf die jungen Beeren über, während gleichzeitig die ersten aus der 2. Generation dort erscheinen; man findet dann Raupen und Puppen der ersten und Imagines, Eier und Raupen der zweiten nebeneinander. Die 2. und 3. Generation sind zuweilen überhaupt nicht mehr zu trennen.

Als Ursache dieser Verschiebungen betrachte ich die stärkeren Temperaturschwankungen, denen unser Gebiet im Vergleich mit dem der Gironde während des Frühlings und Sommers unterworfen ist. Insbesondere bringen die Regenfälle bei uns niedrige Temperaturen mit sich. Den Beweis für die Abhängigkeit des Schädlings von diesem Faktor lieferte das Jahr 1909. Mitten in die Fraßperiode der ersten Generation fiel eine Zeit regnerischen Wetters und

niedriger Temperaturen. Die Masse der Raupen wurde dadurch zeitlich in zwei Gruppen getrennt, es erschienen eine Menge junger Räupchen zu einer Zeit, in der die Interessenten erfahrungsgemäß mit der Beendigung des Fraßes rechneten. Manche glaubten an das Auftreten einer neuen eingeschalteten Generation.

Die Botranaraupe zeigt sich somit widerstandsfähig gegen niedrige Temperaturen, zugleich aber im Tempo ihrer Entwicklung besonders abhängig von solchen.

Ueber die Puppen beider Arten und ihre Cocons macht DEWITZ (1906 u. 1907)[1]) eingehende Angaben (vgl. auch meine Abbildung). Unter anderem erwähnt er Unterschiede in der Art der Verpuppung nach der Gegend. „Will man aus den verschiedenen, nicht immer übereinstimmenden Angaben einen Schluß ziehen, so kann man sagen, daß die Sauerwurmpuppen an der Mosel und am Main hauptsächlich in den Oeffnungen (Spalten und Markröhren), die sich am Rebstocke bieten, sich verwandeln; daß sie in der Pfalz gern unter die Rinde des Stockes gehen, und daß für sie im Rheingau die Pfähle eine beliebte Zufluchtsstätte sind. Es ist schwer zu sagen, was diese Verschiedenheit im Verhalten der Sauerwürmer veranlaßt. — Zum Teil werden sie auch mit der Art und Weise zusammenhängen, wie die Reben gezogen werden." Ich glaube, daß dieser Faktor von entscheidender Bedeutung ist. Wenn in der Pfalz die meisten an die Stöcke gehen, so liegt das daran, daß bei der hier eingeführten Drahterziehung oft nur mehr Eisen und Stein zur Befestigung dient, oder bei Verwendung von Holzpflöcken doch viel weniger Holz zur Verpuppung vorhanden ist als bei Pfahlerziehung in Franken und im Rheingau. Wo bei uns noch die alten Balken- oder „Kammertwingerte" erhalten sind, oder bei Pfahlerziehung wie in der Nordpfalz werden diese Holzteile gründlich zur Verpuppung ausgenutzt, ebenso wo die Pflöcke schadhaft sind. In Franken kommen im allgemeinen die Markröhren mehr in Betracht, weil der Schnitt durchschnittlich weniger sauber ausgeführt wird, übrigens findet man auch dort, soweit ich untersucht habe, die überwiegende Anzahl an den Pfählen, wie das DEWITZ für den Rheingau angibt. Und ich gebe bei Begründung dieses Verhaltens Weinbau-

1) Für C. ambiguella gibt DEWITZ (1907) an, daß sich bei ihr die Verpuppung, je günstiger das Klima ist, um so mehr im Winter hinausschiebt. Er „fand in Geisenheim die ersten Puppen am 5. Oktober. — Während die Verwandlung in der Gegend von Paris und Lyon Mitte Oktober bereits angefangen hat, und Ende Oktober zu Ende geht, vollzieht sie sich in Bordeaux erst im November oder gar im Dezember, und in Gegenden, wo die Olive wächst, kann man noch im Januar und selbst im Februar unverwandelte Sauerwürmer finden." Da ist wohl erwähnenswert, daß mir noch am 16. Februar dieses Jahres eine normale erwachsene C. ambiguella-Raupe mit Rebrinde, an der sie sich zur Verpuppung anschickte, aus Ruppertsberg (Pfalz), einer unserer günstigsten Gemarkungen, zugegangen ist. Im November habe ich sie im erwachsenem Zustande neben P. botrana einmal an Beeren gefunden. Bei einer Untersuchung in Diedesfeld zeigte sich dagegen 1908, daß die Verpuppung am 20. September schon begonnen hatte (vgl. hierzu das über den dritten Mottenflug von C. ambiguella Mitgeteilte).

inspektor MATTERN-Würzburg recht, der einfach in der Kopferziehung die Ursache erblickt, denn diese entzieht der Raupe die Rinde des alten Holzes, indem sie dieses größtenteils im Boden hält, während bei der pfälzischen Schenkelerziehung die Rinde über den Boden kommt. Günstiger für die Bekämpfung ist sicher die verbesserte vorderpfälzische Erziehung — Schenkelerziehung und zur Befestigung nur Stein und Eisen —, denn sie zwingt die Raupen, sich alle auf die gleiche Art zu verpuppen, am Stocke selbst, und ermöglicht so eine einheitliche Bekämpfung. Sie sollte meines Erachtens in Deutschland allgemein eingeführt werden, sofern man nicht die Vorteile vereinigen und Kopfschnitt bei Drahterziehung einführen will.

Die Winzer setzen große Hoffnung in die Wirkung kalter Winter auf die Puppen. Weder die für unsere Gegend ungewöhnlich tiefen Wintertemperaturen von 1907/08 (bei Neustadt bis -14^0) noch die Aprilfröste 1909 haben diese Hoffnung gerechtfertigt, und es verdient insbesondere erwähnt zu werden, daß auch P. botrana nicht ersichtlich darunter gelitten hat. — Mehr Berechtigung hat zweifellos die oft geäußerte Erwartung, daß ein schneereicher Winter Erleichterung bringen müsse. Zur Begründung verweise ich auf die Angaben über „biologische Bekämpfung“. Die Verpuppungsplätze würden so andauernd von Feuchtigkeit haltendem Material umschlossen.

Protandrie bei P. botrana erwähne ich bei Gelegenheit der „mechanischen Bekämpfung“, Saisondimorphismus besteht, insofern die gefangenen Imagines von P. botrana aus Sommerpuppen durchschnittlich kleiner sind als die aus Winterpuppen.

Von **natürlichen Feinden** des Traubenwicklers sind am populärsten die **Vögel** geworden; wir leben ja im Zeitalter des Vogelschutzes. Wir besitzen natürlich eine für die Weinberge charakteristische Avifauna, ebenso wie das Fehlen sonst allgemein verbreiteter Vögel, z. B. der Brutstare — während die Wanderstare sich nur zu zahlreich einstellen —, typisch ist. Heimisch im freien Weinberge in der Vorderpfalz sind gegenwärtig unter anderen: Serinus serinus L., Acanthis cannabina L., R. tithys und phoenicurus L., Motacilla alba L., Budytes flavus L., Muscicapa grisola L., Galerida cristata L., vor allem Iynx torquilla L., bei einigem Baumbestand die Würgerarten, auffallend häufig im südlichen Teile des vorderpfälzischen Weinbaugeländes der prächtige Lanius senator L. Von diesen Vögeln kann keiner bei uns als nachgewiesen nützlich betrachtet werden.

In beständiger Abnahme sind leider die Schwalben begriffen. Hirundo rustica L. habe ich während eines Bekämpfungsversuches bei Hainfeld stundenlang beim Fang des Traubenwicklers und der Oenophthira pilleriana SCHIFF., des Laubwurmwicklers, beobachtet, der in jener Gegend verheerend auftritt. Die Vögel strichen beständig dicht über den Rebzeilen auf und nieder und durch die schwärmenden

Wickler hin, so nahe an uns vorbei, daß ich mich von ihrer Tätigkeit zuverlässig überzeugen konnte. Ich möchte hier auf eine interessante Beobachtung KENNELS (1908), gewiß eines zuverlässigen Gewährsmannes, das Verhalten der Schwalben beim Wicklerfang betreffend, hinweisen. „Ich habe einmal beobachtet, wie an einem sehr windigen Tage, an dem wenig Insekten flogen, eine kleine Schar Schwalben den Saum eines Waldes abstreifte, dabei absichtlich die Zweige der Eichen berührte, aus denen dann Schwärme von Tortrix viridana aufschwirrten, unter denen die Vögel reiche Beute machten." Die Schwalben wissen sich also diese kleinen, zur Nahrung für sie wie geschaffenen Schmetterlinge auch zu verschaffen, wenn sie am hellen Tage ruhig sitzen, wie die Wicklerarten bei trübem Wetter und vor der Schwarmzeit. In seiner Ansicht, daß die Wickler nicht imstande seien, Vögel durch ihre angebliche Farbenmimicry irre zu führen, stimme ich KENNEL vollkommen bei. Ein Schulbeispiel für diese Art Mimicry ist bekanntlich der Schlehenwickler, ebenso gut oder schlecht aber trifft man sie bei Polychrosis botrana.

Ein zweiter Vogel, den ich beim gewissermaßen systematischen Vorgehen gegen den Schädling betroffen habe, ist der Kleiber (Sitta europaea L.). Mehrere Vögel dieser Art suchen regelmäßig im Winter nahe dem Waldrande am Kgl. Schloßpark Ludwigshöhe (Edenkoben) die Weinstöcke der Reihe nach ab und bearbeiten ihre Rinde. Die Markröhren, welche die Puppen enthalten, werden ausgebohrt, die Puppenlager unter der losen Rinde durchstöbert. Ich habe mich überzeugen können, daß dies an vielen Stöcken gründlich geschehen war. Ueber die Tätigkeit der Meisen sind wir insofern noch unzulänglich orientiert, als wir nicht wissen, ob sie zu den verborgenen Puppen vorzudringen vermögen, wie das der Kleiber tut. Daß sie unter den äußerlich an Pfählen haftenden Puppen aufräumen, darüber hege ich keinen Zweifel mehr.

Ich habe in der Nordpfalz und in Franken auf Pfählen zahlreiche geöffnete und geleerte Cocons gefunden, die nur von Vögeln aufgerissen sein konnten. Daß die Meisen daran erheblichen Anteil haben, ist jedem klar, der sie im Winter scharenweise in den Weinbergen sieht. Daß sich die Meisenarten übrigens eingesponnenen Puppen gegenüber nicht gleichmäßig verhalten, zeigen die Beobachtungen G. RÖRIGS (1910). Es heißt dort: „Den Schmetterlingspuppen gegenüber verhalten sich die Vögel verschieden, je nachdem jene in einem Gespinst ruhen oder ohne ein solches ohne weiteres zugängig sind. So wurden die Puppengespinste des Ringelspinners und Weidenspinners von Kleibern nicht angerührt, von Blaumeisen zwar geöffnet und ihr Inhalt verzehrt, aber nicht mit dem Eifer, der auf besondere Vorliebe dieser Vögel für solche Kost hätte schließen lassen; die Kohlmeisen aber zerrissen das Gespinst ohne Mühe und fraßen die Puppen aus. Ihre Leistung war dabei recht beträchtlich, da zwei Kohlmeisen täglich davon

187 Stück vertilgten. Solange ihnen solche Puppen zur Verfügung standen, rührten sie anderes Futter nicht an." Wie hier nach meinen oben mitgeteilten Beobachtungen der Kleiber, so werden sich auch die kleineren Meisenarten gegen die kleinen Cocons der Wickler anders verhalten als gegen die des Ringelspinners und ähnliche.

Die meisten Meisen verlassen unsere Weinberge im Frühjahr wieder, und die Ursache davon ist im vorliegenden Falle zweifellos in der „vom Menschen verdorbenen Natur" gelegen, wie das vom Freiherrn H. VON BERLEPSCH bekanntlich für die Abnahme der Vögel im allgemeinen angenommen wird. Man hat dem Grundsatze der gleichmäßigen Besonnung der Weinberge zuliebe speziell in der Vorderpfalz ein förmliches Ausrottungsverfahren gegen Bäume und Büsche ins Werk gesetzt. Wir werden nun allerdings unter den durch den Weinbau gegebenen Vorbedingungen von der Bevölkerung keine vollkommene „Korrektur" und „genaue Nachbildung der Natur" fordern dürfen, in der nach HIESEMANN (1909) „einzig und allein der rechte Vogelschutz besteht". Es hat sich jedoch gezeigt, daß auch im Einklang mit dem Weinbau manches zu erreichen ist. Das Vorgehen in der Gemarkung Deidesheim liefert den Beweis. Auf die dort getroffenen und die weiter im Weinbaugebiet zu ergreifenden Maßnahmen will ich an anderer Stelle eingehen. Angedeutet sei, daß ein intensiver erzieherischer Einfluß auf die Bevölkerung geltend gemacht, vielleicht auch die Art der Waldnutzung (völlige Vernichtung des Unterholzes an den Hängen seitens der Landleute) reformiert werden muß, wenn Erfolge auf dem Gebiete in der Vorderpfalz erhalten bleiben sollen.

Dem Vogelschutz kommt gewiß eine Bedeutung bei der Bekämpfung unserer Schädlinge zu: Es kann meines Erachtens vorausgesetzt werden, daß z. B. die Meisen, zu deren Hegung wir speziell beitragen können, nach der Art ihres Vorgehens beim Nahrungsuchen mehr Wickler in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien vertilgen werden als nützliche Insekten; denn von diesen sind sowohl die räuberischen Arten wie die Schmarotzer durchschnittlich besser geeignet, um den Nachstellungen dieser Vögel zu entgehen. Man wird sich jedoch der Bevölkerung gegenüber vor übertriebenen Verheißungen hüten müssen, denn auf solche folgt in der Praxis immer ein Rückschlag. Zudem sind die Winzer leicht bereit, an die „Hilfe der Natur" zu appellieren, wo es gilt, den Kampf mit den zu Gebote stehenden künstlichen Mitteln zu führen; die Anpreisung natürlicher Bundesgenossen als Allheilmittel kann Unheil anrichten. Als Beispiel, wie zuweilen verfahren wird, diene der Hinweis auf einen Aufsatz des bekannten ornithologischen Schriftstellers W. SCHUSTER, wonach das Rotschwänzchen ein Vertilger der Reblaus ist, weil es die geflügelten Läuse abfange! Dieser Aufsatz ist in der pfälzischen landwirtschaftlichen Presse verbreitet worden.

Es ist wohl möglich, daß die Verarmung der Avifauna im Weinbaugebiet mit die Schuld trägt an dem Ueberhandnehmen des Traubenwicklers, mit Hilfe des Vogelschutzes wird man aber unter keinen Umständen der Kalamität Herr werden. Das versteht jeder, der sich von der Vermehrungsfähigkeit der Vögel in unserem Gelände und von derjenigen des Traubenwicklers einen Begriff machen kann.

Eine Propaganda mit Hilfe übertriebener Verheißungen ist übrigens vollkommen überflüssig, weil die Stimmung in der Bevölkerung aus anderweitigen wirtschaftlichen Gründen den Maßnahmen, die den Vogelschutz fördern, ohnedies günstig ist. Die andauernde, durch den Traubenwickler verursachte Kalamität, hat auch bisher ausschließlich Weinbau treibende Gemeinden zu der Ansicht gebracht, daß neben dem Weinbau ein intensiverer Obstbau notwendig geworden ist, und gleichzeitig hat man erkannt, daß es den Verkehr wesentlich heben wird, wenn die kahlen Anbauflächen von neuem mit zahlreichen frühblühenden Bäumen (Mandeln, Pfirsichen, Mirabellen) geschmückt werden, die kaum an einer anderen Stelle Deutschlands so prächtig gedeihen.

In populären Vorträgen und Schriften über Feinde des Wurmes bildet der „Ohrwurm“ meistens ein Paradigma für die **Raubinsekten.** Ich kann mich in der Hinsicht für unsere Frage dem anschließen, was M. SCHWARZ (1908) in seiner Studie über Forficula avicularia zusammenfassend sagt: „Nach alledem scheinen unsere Ohrwürmer in der Hauptsache auf Pflanzennahrung angewiesen zu sein und nur nebenher auch gelegentlich weichhäutige Insekten von nur geringer Beweglichkeit zu verzehren. In der Verpuppung begriffene Raupen werden ebenso wie Insektenleichen überall da von den Ohrwürmern aufgefressen, wo sie von ihnen zufällig auf Streifzügen nach der Beute gefunden werden.“ Ueber den ständigen Rückgang des Ohrwurms an den oberirdischen Teilen des Weinstockes werde ich mich weiterhin äußern. Auffallend häufig, insbesondere im vergangenen Jahre, hat man die Larven von Florfliegen (Hemerobiina) in den Blütenständen neben dem „Heuwurm“ angetroffen; ihrer Ernährungsweise nach ist anzunehmen, daß sie auch diesem Schädling, wenigstens im jugendlichen Stadium, zu Leibe gehen. Auf Syrphidenlarven, denen GESCHER (1905) bei der Vertilgung des Schädlings eine Rolle zuteilt, weil sie, mit den Räupchen zusammengesperrt, über diese herfallen, bin ich in der Nähe von Botrana- oder Ambiguellaraupen nur selten gestoßen; ich glaube daher nicht, daß sie als Feinde wesentlich in Betracht kommen. Sehr häufig unter der abgestoßenen Rinde überwintern Larven des Malachius bipustulatus FABR. (Melyridae, Warzenkäfer). Der Käfer erscheint auf den Blättern etwa gleichzeitig mit Rhynchites betuleti. Die Franzosen erklären die Larve für einen Feind des

Traubenwicklers (JOLICOEUR); bei meinen Fütterungsversuchen verhungerten indes die Larven eher, als daß sie Puppen angegriffen hätten. Vielleicht fällt ihnen zuweilen eine Raupe im wehrlosen Zustande während der Verpuppung zum Opfer. GESCHER hat diese Larven als „junge Ohrwürmer“ abgebildet. Panorpa, die RÜBSAMEN als Feind des Traubenwicklers nennt, kann in unseren trockenen Weinbergen ihrer Lebensweise nach als solcher nicht in Betracht kommen, ebensowenig die dort heimischen Opilioniden als ausgesprochene Pflanzen- und Aasfresser (vgl. HENKING), oder gar die spärlich erscheinenden Cherniden.

Von Bedeutung sind meines Erachtens als Feinde des Traubenwicklers die in den Weinbergen heimischen **Araneen** (Webespinnen). Es wird allerdings eingehender Studien erfordern, um über die Rolle ins klare zu kommen, welche die einzelnen Arten schädlichen oder nützlichen Insekten gegenüber im Weinberge spielen. Von der Bedeutung der Orbitelen (Radweber) und Retitelen (Netzweber) bekommen wir am schwersten eine klare Vorstellung, es wird wesentlich von der Beschaffenheit der Netze abhängen, was für Beute sie vorzugsweise machen. Zur Ermittlung wären eingehende statistische Netzuntersuchungen notwendig, so wie man an Vögeln Magenuntersuchungen macht. Einen Anlauf hierzu hat MORITZ gemacht, der Spinnennetze untersuchte, um über die Anwesenheit geflügelter Rebläuse ein Urteil zu gewinnen. An der Erde jagende Spinnen, darunter die im Weinberg stark vertretene Lycosa hortensis, die bei den Winzern besonders im Rufe der Wurmvertilgung stehen, kommen für diese Zwecke wenig in Betracht, da sie nur zufällig auf die Erde gelangende Wickler und Raupen fangen (vgl. DAHL, Wolfspinnen Deutschlands). Beachtenswert dagegen ist die Tätigkeit der Salticoidae, Springspinnen (besonders verbreitet das bekannte Epiblemum scenicum) und der Laterigradae (Krabbenspinnen, Mordspinnen).

Insbesondere die letzteren interessieren uns, da sie mit Vorliebe Schmetterlingen nachstellen. Man kann sich davon auf blumenreichen Wiesen leicht überzeugen; sie lauern dort, unter den Blumenkelchen (Skabiosen!) verborgen, und man findet die getöteten Falter auf diesen Blüten sitzend, oft in natürlicher Haltung, wie sie sie beim Saugen einnehmen. So findet man diese Spinnen auch im Weinberg oft mit dem Aussaugen der Wickler und der Räupchen beschäftigt. Größere Exemplare dürften nach meinen Wahrnehmungen allerdings auch als Bienenfeinde in Betracht kommen. Im Weinberg sind sie dieser bedenklichen Ernährungsweise entzogen. Sie kommen dort an den Blütenständen und unter Blättern in großer Menge vor und überwintern unter der abgestoßenen Rinde. Im März und April 1908 wurden eine Reihe von Vertretern der genannten Familien in Gefangenschaft beobachtet. Es ergab sich zunächst, daß keine Art die Winterpuppen der Wicklerarten annahm, auch wenn diese stark beweglich

wurden, während die frisch geschlüpften Motten von allen sofort ergriffen wurden. Eine Besonderheit der Laterigraden schien zu sein, daß sie auch behaarte Räupchen — die mit Brennhaaren versehenen Goldafterraupen — annahmen und aussogen, während die anderen davor zurückwichen oder die Räupchen wieder losließen. Die größeren Vertreter der genannten Gruppe machen sich übrigens auch an hartgepanzerte Käfer (von FRIDERICHS beobachtet an Asida Dejeani SOL., von mir bei Rhynchites betuleti).

Mit der künstlichen Vermehrung bezw. dem Einsetzen geeigneter Spinnenarten zur Bekämpfung des Traubenwicklers hat man zweifellos eher Aussichten wie mit dem Einsetzen räuberischer Insekten, weil die Spinnen dort beharren, wie man sie ansiedelt, vorausgesetzt nur, daß genug passende Nahrung vorhanden ist.

Nächst den Vögeln und dem Ohrwurm stehen die **Schlupfwespen** bei den Winzern im größten Ansehen als Schädlingsvertilger, und man hofft immer wieder auf eine Beendigung der Kalamität durch Ueberhandnehmen dieser Insekten. Bis jetzt ist indessen der Schlupfwespenbefall bei den beiden Arten des Traubenwicklers gering gewesen. Eine Aufzählung hierher gehöriger Arten nebst deren verschiedenen Wirten in Deutschland gibt RÜBSAMEN — danach war aus P. botrana bis jetzt nur eine Art bekannt —, über sekundäre Schmarotzer (wieder Schlupfwespen) in Schlupfwespen des Traubenwicklers äußert sich LÜSTNER (1908).

Diesen Arten kann ich die Pteromaline Caenacis parviclava THOMS. (bestimmt von Prof. SCHMIEDEKNECHT) hinzufügen. Man findet sie im Winter in den Puppen beider Wickler, und sie war insbesondere 1909/10 recht häufig. Jede Puppe enthält stets mehrere Maden, und es wäre wirtschaftlich wichtig, zu entscheiden, ob mehrere Eier in einen Wirt abgelegt werden oder ob Polyembryonie geringen Grades herrscht; diese interessante Erscheinung ist bekanntlich bei anderen Vertretern der Gruppen kleiner Schlupfwespen (Chalcididen, Proctotrypiden) festgestellt worden (durch GIARD, MARCHAL, SILVESTRI u. a.). An einer Spalierrebe waren die meisten von den an einem Schenkel befindlichen Wicklerpuppen befallen, anscheinend verteilt also die Wespe ihre Eier auf mehrere befallene Individuen. Schon im ersten Drittel des Februar sind von den Wicklerpuppen im Cocon nur mehr geringe Reste übrig, von da an bis zur Zeit der Verpuppung der Wespchen, von Mitte April ab, findet man kaum mehr als die zerfallene Chitinhaut. Die Maden sind dabei träge, aber stets beweglich. Die Frage ihrer Ernährung während dieser Monate ist daher von Interesse. Die Verpuppung der Maden vollzieht sich meist gegen Ende April, die Puppe zeigt äußerlich die Gliederung der Imagines und die Entwicklung wird innerhalb weniger Tage beendigt. Da nun die Raupen der Wicklerarten erst im letzten Drittel des Mai zu erscheinen beginnen, ist die Möglichkeit eines Wirtswechsels

gegeben. Als Zwischenwirte kämen da wohl am ehesten früh erscheinende Wicklerraupen, z. B. die in der Nachbarschaft der Weinberge so schädlichen Olethreutes pruniana HB. (Schlehenwickler) in Betracht. Untersuchungen darüber sind im Gange. Ueber die Wirte war anscheinend bis jetzt nichts bekannt, auch SCHMIEDEKNECHT schrieb mir in dem Sinne.

Immerhin ermutigend ist es, daß nicht überall die gleiche Armut an Schlupfwespen von botrana herrscht wie gegenwärtig bei uns. LABORDE nennt aus Frankreich Pimpla labordei, Cryptus minutulus, Phygadeuon eudemidis, Pteromalus vitis Perez. In Italien sind nach REH „acht Ichneumoniden, eine Diptere, eine Spinne, zwei Pilze als Parasiten bekannt". — Unter dem Formalmaterial, das mir Herr CATONI-Trient gütigst zur Verfügung stellte (gesammelt an einem Tage, 23. März 1910) fand sich eine Masse von Botranapuppen mit Schlupfwespenlarven. Man denkt hier unwillkürlich an das in Amerika eingeführte Importsystem für ausländische Parasiten; auf den Punkt werde ich noch zurückkommen.

Auch die Tachinen, die zu Zeiten zweifellos einen Rückgang der durch Oenophthira pilleriana SCHFF. verursachten Schädigungen bewirken — vgl. hierüber, sowie über die Entwicklung im Schädling meine Angaben 1909, III — haben uns als Schmarotzer des Traubenwicklers bis jetzt im Stiche gelassen. Ich habe bis jetzt keine aus ihm bekommen können. Die einzige Angabe in der mir zugänglichen deutschen Literatur rührt von A. ZSCHOKKE (1904) her. Es ergab sich, „daß noch im Februar und März lebende Fliegenmaden in Sauerwurmpuppen vorkommen. Es gelang mir, aus einer größeren Zahl der im März gesammelten Sauerwurmpuppen Raupenfliegen zu züchten". Außerdem schickte mir der schon erwähnte Herr CATONI, der Leiter des „Laboratorio di micrografia e patologia vegetale" in Trient, Photographien von Tachinen, die aus Traubenwicklern gezogen waren zugleich mit solchen von kleinen Wespchen, die nach seiner Angabe dort etwa Mitte April aus den Cocons schlüpfen.

Am niedrigsten unter den natürlichen Feinden sind im letzten Jahrzehnt von den mit Bekämpfungsarbeiten betrauten Persönlichkeiten die **pathogenen Mikroorganismen** eingeschätzt worden. RÜBSAMEN erledigt diesen Punkt mit dem einzigen Satze: „Auch in den Raupen der Traubenwickler sind Pilze als Schmarotzer bekannt, doch scheinen sie von geringer Bedeutung für die Schädlingsbekämpfung zu sein."

CAPUS und FEYTAUD — um auch eine moderne französische Quelle anzuführen — äußern sich lediglich skeptisch über die Rolle, welche die auf abgestorbenen Puppen erscheinenden Pilze spielen: „Parmi les champignons, certaines

1) FRIEDERICHS nennt Caenacis grandiclava THOMS., also eine nahverwandte Art, als Parasit II. Grades in Fliegenmaden (Exorista vulgaris) beim Pinienprozessionsspinner, Cnethrocampa pityocampa.

espèces entomophytes, appartenant surtout au groupe des Isariées, s'attaquent aux chrysalides à la faveur de l'humidité et les tuent. Mais toutes les chrysalides moisies ne peuvent être considérées comme tuées par ces champignons parasites: quelques-unes succombent à des maladies diverses difficiles à déterminer et ne sont envahies par les moississures banales qu'après leur mort." Immerhin schreiben sie den „Isariées" neben den „Ichneumons" eine „action régulatrice ... donc très importante" zu.

Wie bedeutend die Wirksamkeit der Mikroorganismen sein und welchen vernichtenden Grad sie erreichen kann, wissen wir aus Erfahrungen an allen möglichen Tieren — wir müssen sie schon danach auch für die Insekten in die allererste Reihe stellen —, beim Kampfe gegen Wicklerarten interessieren besonders die Feststellungen von I. M. KRASSILTSCHICK (1909) über eine Sporozoenepidemie bei einer Tortricidenart Phlyctaenodes (Eurycreon) sticticalis L. Die Krankheitserreger waren zwei Arten aus der Gattung Mikroglossia. „In den Jahren 1899 bis 1902 wimmelte es in ganz Südrußland von kleinen Schmetterlingen des E. sticticalis. Die ungemein große Fläche Südrußlands von unseren westlichen Grenzen mit Rumänien und Oesterreich-Ungarn an bis zur Stadt Tomsk in Sibirien und von der Parallele von Moskau bis zum Schwarzen und Kaspischen Meere, auch Transkaspien, wurde vom Schmetterling eingenommen. Unzählige Myriaden von Raupen des Schmetterlings verursachten unseren Kulturpflanzen großen Schaden. Im Dezember 1901 wurde ich vom Bureau für Entomologie unseres Ministeriums für Ackerbau ... beauftragt, den Schädling näher zu untersuchen...., ich lenkte meine Aufmerksamkeit in erster Linie auf den Gesundheitszustand der zu untersuchenden Raupen und konnte mich überzeugen, daß die Mehrzahl an einer heftigen Sporozoenkrankheit litt. Ich verfügte daher über ein sehr reiches Material an Raupen, Puppen und Schmetterlingen der Sticticalis, die auf verschiedenen Stufen der Krankheit standen. Jedoch ist am Ende des Jahres 1903 der Schmetterling in ganz Rußland fast vollständig verschwunden, was für die vollkommene Beendigung meiner Untersuchungen etwas von Nachteil war."

Ich habe bis jetzt drei **Krankheitserscheinungen** an den beiden Arten des **Traubenwicklers** wahrgenommen, die mehr oder weniger sicher hierher zu rechnen sind.

1. Die Verpilzung der Winterpuppen. Sie soll in dem Abschnitt über Bekämpfungsversuche behandelt werden, da auf dieser Grundlage schon Versuche und auch Bekämpfungsmaßnahmen von größerem Umfange durchgeführt worden sind.

2. Eine zweite Erscheinung, von noch zweifelhaftem Charakter, besteht in einer abnormen Form des Abdomen, gleichfalls bei Winterpuppen; sie

wurde nur bei C. ambiguella festgestellt. Das Abdomen dieser Puppen ist dann eingezogen, die vorderen Ringe sind mehr oder weniger tief ineinander hineingepreßt (vergl. Fig. 3). Ich dachte zuerst an Geschlechtsunterschiede, da die ersten derartigen Puppen, die ich sah, besonders klein waren im Vergleich zu normal gestalteten, doch habe ich inzwischen deformierte und normal gestaltete Puppen von beiden Geschlechtern gefunden, und bei einer vergleichenden Aufzucht normal gestalteter und deformierter entwickelten sich erstere gut, letztere — ein Dutzend — gingen unter gleichen Aufzuchtsbedingungen sämtlich zugrunde, indem sie allmählich eintrockneten. Nach Beendigung des Versuches erhielt ich ohne vorherige Verständigung von Herrn CATONI-Trient Photographien und Formolmaterial solcher veränderter Puppen, mit der Angabe, daß diese regelmäßig abstürben. Die Ursache ist noch nicht geklärt, parasitische Insekten waren nicht festzustellen.

Da heuer sehr viele Puppen das geschilderte Aussehen hatten, könnte die Erscheinung noch Bedeutung gewinnen.

3. Der dritte Fall war ein Raupensterben bei Polychrosis botrana, in der Gemarkung Bad Dürkheim. Ich habe es in den beiden letzten Sommern beobachtet, es blieb jedesmal auf eine Lage, den „Halsberg" des Herrn PHILIPP ZUMSTEIN beschränkt. Nach Angabe dieses Herrn ist ähnliches dort schon früher beobachtet worden. Raupen auf allen Stufen der Entwicklung werden schlaff und weich, sterben ab und trocknen ein. Die Symptome lassen sich bei so kleinen Tieren nicht so genau in allen Phasen verfolgen, wie etwa bei Nonnen- oder Seidenraupen, doch möchte ich sie am ehesten mit denen der „Schlaffsucht" dieser Arten vergleichen. Eine eingehende Untersuchung über den Erreger hätte sicherlich stattgefunden, wenn nicht die chemischen Bekämpfungsarbeiten, mit deren Leitung ich ebenfalls betraut war, unter dem Einflusse der herrschenden Strömung einen gewaltigen Umfang angenommen hätten. Jeder Biologe, der mit der Bearbeitung von Mikroorganismen vertraut ist, wird der bereits zitierten Ansicht von CAPUS und FEYTAUD beistimmen, wenn sie von „maladies diverses difficiles à determiner" sprechen, und ich meine, der Pflanzenschutz der neueren Zeit liefert den klaren Beweis dafür, daß es weder für die Wissenschaft noch für die Praxis vorteilhaft sein kann, wenn Botaniker und Zoologen neben der Erforschung und Verwertung der biologischen Faktoren zugleich die technische Leitung chemischer und mechanischer Bekämpfungsarbeiten zu besorgen bekommen, so unentbehrlich der Biologe auch als Berater bei der Vorbereitung der letzteren ist. Bis jetzt hat immer der biologische Teil der Aufgabe dabei Schaden gelitten.

Wie kommt es, daß die vom Traubenwickler verursachte **Kalamität seit nunmehr 12 Jahren fast in gleicher Stärke anhält,**

statt gleich allen anderen bisher durch natürlichen Ausgleich, insbesondere durch den Einfluß pathogener Mikroorganismen, ein zeitweiliges Ende zu finden? Ich glaube, die Antwort auf diese Frage liegt in einer Richtung, in der sie von manchen Weinbautreibenden vermutet wird: Die Methoden, welche aus wohlerwogenen wirtschaftlichen Gründen Eingang in die Weinbautechnik gefunden haben, sind meines Erachtens andererseits geeignet, das Verhältnis der Organismen im Weinberge in unberechenbarer Weise zu verschieben. Am meisten verdächtig ist mir die chemische Bekämpfung, bisher allgemein vertreten durch das Schwefeln gegen das „Oidium" (Uncinula necator) und das Spritzen mit Kupfervitriol-Kalkbrühe gegen die „Peronospora" (Plasmopara viticola). Man braucht nur zu bedenken, daß z. B. in Seidenzüchtereien gegen das Aufkommen der Botrytis bassiana, des berüchtigten Kalkbranderregers der Seidenraupe, mit Formalindämpfen und Schwefel erfolgreich angekämpft wird! Aber auch höher stehende Organismen leiden unter dieser Behandlung; und zwar, was am wichtigsten ist, unter den Angehörigen einer Tierklasse nicht alle in gleichem Grade. So habe ich mich von der Unempfindlichkeit oder geringen Empfindlichkeit des Traubenwicklers gegen Schwefel durch mehrfache Beobachtung und von seiner Unempfindlichkeit oder wenigstens minimalen Empfindlichkeit gegen Kupferkalkbrühe durch den Versuch überzeugt — die Franzosen erkennen der Kupferkalkbrühe eine gewisse, allerdings auch nur geringe verstärkende Wirkung bei Mischung mit Insektiziden zu —; der Ohrwurm dagegen ist in den letzten Jahren, seitdem die Peronosporabekämpfung allgemeinen Anklang gefunden hat, merklich zurückgegangen, nach übereinstimmendem Zeugnis unserer Winzer, die viel von ihm als „Feind des Wurmes" halten und deshalb gut auf ihn achten; und exakte Versuche haben seine Empfindlichkeit gegen Schwefel erwiesen. Auch den Vögeln können die zahlreichen Spritzungen, wie sie jetzt bei uns üblich sind, nicht behagen. 1907, nach dem Peronosporajahre 1906, haben manche von den geängsteten Winzern 7- und 8mal in der Saison gespritzt. Der Hänfling, der „Stockfink" der Winzer, der früher häufig direkt in die Weinstöcke gebaut hat, wird jetzt dort nicht mehr angetroffen. (Der letzte mir gemeldete Fall ereignete sich an einem gegen das Spritzen gesicherten Platze, auf der Höhe eines Rebenlaubganges, das Nest saß direkt auf einer Trollingertraube.)

Daß die chemische Behandlung von nützlichen Organismen andererseits wider Erwarten ertragen werden kann, zeigt der schon erwähnte starke und von Jahr zu Jahr gesteigerte Tachinenbefall bei Oenophthira pilleriana (1909 stellenweise 50 Proz. befallene Raupen). Man möchte Wespen und Fliegen, die sich gegen Spiritus-, Aether-, Chloroformdämpfe etc. am empfindlichsten zeigen, von vornherein auch geringere Widerstandskraft gegen schweflige Säure zuschreiben. — An meiner

Auffassung von der Nebenwirkung der chemischen Bekämpfung im großen und ganzen und gegen die Mikroorganismen im besonderen ändern solche Feststellungen natürlich nichts. Wir müssen damit rechnen, daß die Hilfeleistung der wichtigsten natürlichen Faktoren mindestens im Sommerhalbjahr in den Weinbergen durch künstlich gesetzte Störungen beeinträchtigt wird, und auch darauf gefaßt sein, daß dann manche Krankheitserreger, deren Einführung im Versuche gelingt, im praktischen Betriebe nicht das gleiche leisten werden, weil die Weinberge einer ständigen Desinfektion unterworfen sind [1]).

Eine andere Erklärung für das Verschwinden der Pausen zwischen Wurmjahren gibt LÜSTNER (BABO und MACH 1910). Die Ursache läge danach in dem „Vermischen der beiden Arten" seit Auftreten der Polychrosis botrana. Das Eintreten beider Arten füreinander habe die zeitweilige Abnahme einer jeden Art verschleiert. Dieser Erklärungsversuch enthält jedenfalls Richtiges, er reicht aber meines Erachtens nicht aus, da man ja Gelegenheit hatte, auch andauernde Verwüstungen zu verfolgen, die Jahre hindurch vorwiegend von einer Art verursacht werden, und zwar hat anscheinend jede von beiden Arten diese Ausdauer gezeigt.

Ich will hier ferner dem im zweiten Teile dieser Abhandlung gegebenen Belege die Tatsache vorweg nehmen, daß bei der chemischen Behandlung der Weinberge gegen den Traubenwickler immer nur ein schwacher Teilerfolg erzielt worden ist. Daraus ergibt sich eine ständige, bald stärkere, bald geringere Lichtung der Masse, es wird dem Zustande einer andauernden Uebervölkerung, der sonst den Beginn natürlicher Epidemien zur Folge hat, entgegengewirkt.

Dagegen kann nun vorerst nicht einfach durch Einschränken des Spritzens und Schwefelns vorgegangen werden. Es könnte sonst leicht eine Oidium- oder Peronospora-Epidemie ausbrechen.

---

1) Im allgemeinen wird man sagen können, daß durchschnittlich geringere Wirkung gegen nützliche Insekten, im Vergleiche mit der gegen den Schädling, nur von Darmgiften zu erwarten ist. Denn in dem Falle wird das Insekt, welches gezwungen ist, den Giftstoff mit der Nahrung aufzunehmen, allein oder vorzugsweise betroffen. Stärker in Mitleidenschaft gezogen wird die Allgemeinheit schon bei Verwendung von sogenannten „Kontaktgiften" — Stoffen, die durch Anätzen der Haut oder Verstopfen der Stigmen wirken — noch ungünstiger wird sich das Verhältnis stellen, wenn giftige Gase verwendet werden, wie z. B. bei der in Nordamerika beliebten Blausäureräucherung an Obstbäumen. Dabei werden die Imagines der Schmarotzerinsekten sicherer zugrunde gehen als die trägen und daher weniger sauerstoffbedürftigen und mit einem weniger empfindlichen Nervensystem ausgerüsteten Larven und meist auch Imagines der Schädlinge.

Bei der Abschätzung der Nebenwirkung „insektifuger" Mittel ist damit zu rechnen, daß sich die Schmarotzerinsekten und auch viele Räuber, die doch meist an mehreren Schädlingen und in verschiedenen Kulturen leben, leichter aus einer Kultur vertreiben lassen, als der Schädling, der auf bestimmte Kulturen angewiesen ist.

Dafür werden meines Erachtens zu den wichtigsten Aufgaben der Versuchsanstalten **jährlich zu wiederholende Versuche** auf eingeschränktem Gelände gehören, um zu verfolgen, **ob die Ansteckungsgefahr** oder die **Virulenz der den Reben gefährlichen Pilze nicht allmählich nachläßt**; wir sind ja solche Veränderungen bei andauerndem Auftreten eines und desselben Krankheitserregers gewohnt.

Noch aus einem anderen Grunde sind Versuche in dieser Richtung notwendig. Es handelt sich um die Feststellung, ob die verschiedenen Arten der chemischen Behandlung nicht etwa direkten Schaden an der Vegetation anrichten. Solche Schäden können auch erst nach längerer Behandlung zutage treten. Es müßten schon deshalb neben verschiedenartig behandelten auch dauernd unbehandelte Parzellen beobachtet werden. Auf Versuche dieser Art, die an unserer Anstalt stattfinden, werde ich in einem anderen Abschnitt zu sprechen kommen.

Schon bei Erwähnung des Vogelschutzes und der Unterschiede im Reichtum der Fauna bei hoher und bei niederer Pfälzer Rebenerziehung habe ich gezeigt, daß neben der Behandlung der Weinstöcke mit Chemikalien noch andere, in der Art der **Bewirtschaftung gelegene Faktoren hemmend auf die Entwicklung mancher Tiere einwirken.** Je sauberer einförmiger und zusammenhängender die Kulturen — Eigenschaften, die mit dem Streben nach Qualität sich steigern — um so mehr geht die Artenzahl und die Individuenzahl der meisten Arten zurück, während gleichzeitig und infolge davon einige Arten an Individuenzahl zunehmen, darunter vorzugsweise schädliche, die auf die betreffende Pflanze angewiesen sind. Ein klassisches Beispiel hierfür lieferte mir unter anderem die Situation an der Nahe, in der Gegend von Duchroth. Die Weinberge rechts des Flusses gehören dort zur preußischen Domäne, links liegen sie auf pfälzischem Gebiete und sind Besitztum kleiner Winzer. Die Domanialweinberge sind überaus sorgfältig gehalten, es wird dort intensiver und öfter gearbeitet, vor allem hatte man allen Baumwuchs entfernt, um eine musterhaft gleichmäßige Besonnung der Weinstöcke zu erzielen; die pfälzischen Weinberge sind von Bäumen und Gebüsch vielfach unterbrochen. Es fiel mir übrigens auf, daß man neuerdings auch auf der preußischen Seite mit dem Anpflanzen von Bäumen begonnen hat. Wie man mir versicherte, richtet der Traubenwickler auf dieser Seite der Nahe in den letzten Jahren großen Schaden an; Versuche, die ich auf der pfälzischen Seite anstellen wollte, mußten dagegen unterbleiben, weil infolge der geringen Zahl der Schädlinge eine maßgebende Kontrolle des Versuchsergebnisses nicht möglich gewesen wäre.

Wir können auch hier nicht, entgegen den Forderungen des Bewirtschaftungssystems, eine Rückkehr zur Natur bewerkstelligen und müssen uns auf

Kompromisse beschränken: Zahlreiche Bäume und Hecken lassen sich ohne Schaden für das Produkt auch in Lagen mit hervorragendem Qualitätsbau anbringen, durch sie werden wir nicht nur die Vögel vermehren, sondern gewiß auch für manche Schlupfwespen und Raupenfliegen günstigere Bedingungen herstellen können, nämlich für die, welche der Zwischenwirte bedürfen; solche würden ihnen dann im Bereiche der Weinberge auf Pflanzen geboten, von denen sie leicht wieder auf die Rebe zurückgelangen können. Wir müssen dabei ausgesprochene Nährpflanzen des Schädlings von den Weinbergen und ihrer näheren Umgebung ausschließen!

Ich glaube auch, daß ein Vorschlag von mir auf der unter dem Vorsitze des Kgl. Ministeriums im Januar d. J. in Neustadt abgehaltenen Versammlung zu verwirklichen wäre, der in dieser Richtung liegt. „Eine Maßnahme von großer Bedeutung wäre die Schaffung von Zwischenkulturen, durch die innerhalb der Weinbaugebiete einzelne Weinbergkomplexe voneinander getrennt und die Wickler am Vordringen in weniger stark befallene Lagen gehindert würden.“ . . . „In der Vorderpfalz wird sich der Gedanke, Barrieren zu schaffen, kaum in nennenswertem Umfange verwirklichen lassen, weil der Weinbaugürtel zu breit und die Fläche größtenteils zusammenhängend ist. Anders in den kleineren pfälzischen Gebieten und in Franken. — Die Zwischenkulturen hätten Streifen von einiger Breite zu bilden, die senkrecht zur Richtung des Flußlaufes das Weinbaugelände durchquerten. Hecken würden nicht ausreichen, es müßten geschlossene Bestände aus Waldbäumen (am besten Koniferen, in Anbetracht der Polyphagie der Wickler) gebildet werden. Diese Bestände würden zweckmäßig als Vogelschutzgehölze ausgenutzt“ (vgl. F. SCHWANGART 1910).

Für direkte biologische Bekämpfungsversuche unter den bestehenden Verhältnissen ergibt sich aus vorstehendem: Wir haben Rücksicht zu nehmen auf die Widerstandsfähigkeit der einzelnen dabei in Frage kommenden Organismen gegen die komplizierten Kulturbedingungen und müssen danach unsere Wahl treffen. — Dem Winzer ist natürlich Schonung alles dessen anzuempfehlen, was ihm nicht als schädlich bezeichnet wird. Die Aufzucht von Schmarotzerinsekten ohne Unterschied der Art, wie GESCHER sie anrät, kann immerhin dort durchgeführt werden, wo andere wichtige Arbeiten darüber nicht zu kurz kommen. Zu hüten hätte man sich indessen vor einer Propaganda, die geeignet wäre, unberechtigten Optimismus hervorzurufen und die Energie der Bevölkerung in der Bekämpfung zu lähmen.

II. Versuche mit chemischen Bekämpfungsmitteln.

Die Bekämpfung mit Hilfe von Chemikalien hatte in den letzten Jahren die älteren, auf physikalischer oder mechanischer Grundlage beruhenden Methoden zurückgedrängt, und wir werden sehen, daß auch diese Aenderung zum Teil mit dem Auftreten von Polychrosis botrana SCHIFF. als Schädling neben Conchylis ambiguella HÜBN. zusammenhängt. Ich behandle die chemische Bekämpfung zuerst, da sich die meines Erachtens wirksamsten Mittel teils dem Wesen nach, teils wenigstens in der Art der Ausführung wieder an die älteren Methoden der Bekämpfung anschließen. Es soll hier keine ausführliche Darstellung unserer Versuche oder eine Aufzählung der zahlreichen Mittel, die dabei erprobt werden mußten, gegeben werden, ich greife nur einige wichtigere heraus, zugleich Fälle, die Schlüsse über den Wert des ganzen Bekämpfungsprinzips bei der gegenwärtigen Situation zulassen.

Zum Beweis für die hohen Ansprüche, welche an die Intensität der bei der Bekämpfung der Traubenwickler verwendeten Gifte gestellt werden müssen, dient der schon erwähnte erfolglose Versuch mit Kupfervitriol (Bordeauxbrühe), sowie die erfahrungsgemäße Widerstandsfähigkeit des Schädlings gegen Schwefel [1]). So mußten auch viele andere Insektizide als unwirksam oder zu wenig wirksam nach der ersten Prüfung aus der Bekämpfung ausscheiden.

Man unterscheidet in der chemischen Bekämpfung zunächst „Sommer“- und „Winterbehandlung“. Bei der ersteren müssen die Blütenstände oder die Trauben, je nachdem, um welche Zeit die Behandlung stattfinden soll, sorgfältig getroffen und benetzt werden; es genügt nicht ein einfaches Ueberbrausen der Weinstöcke, die Arbeit, an die sich die Winzer und Taglöhner nunmehr seit langer Zeit bei der Bekämpfung der Peronospora gewöhnt haben. Dabei muß viel Sorgfalt verwendet werden, und die Sache gestaltet sich immer schwieriger, je stärker um die Zeit der Anwendung das Laub über den Blüten oder Trauben entwickelt ist; die Kosten stellen sich von vornherein viel höher als bei der Bekämpfung der Peronospora, denn es ist bei sorgfältiger Behandlung bis dreimal soviel Spritzbrühe notwendig; bei Verwendung der eigens für die Wurmbekämpfung konstruierten, mit Unterbrechungsvorrichtung versehenen Spritzlanzen wird ja gespart, doch sind die Meinungen der Interessenten über

1) MUTH stellt allerdings eine gewisse Wirkung des Schwefelns auf den Sauerwurm fest, „wenn die Witterungsverhältnisse die Bildung der schwefligen Säure begünstigen“, für die Bekämpfung zieht jedoch auch er diese Wirkung nur für den Fall in Betracht, daß sie „durch Zusätze . . . zu einer sicheren, gleichmäßigen“ gemacht werden könnte.

deren sonstige Zweckmäßigkeit geteilt, auch will man begreiflicherweise Peronospora- und Wurmbekämpfung gleichzeitig ausführen. Als Behälter für die Spritzflüssigkeiten während der Behandlung gebraucht man die bei der Bekämpfung der Peronospora üblichen, auf dem Rücken tragbaren Rebenspritzen.

Weitere, in der Natur des Weinstockes gelegene Schwierigkeiten bereiten der chemischen Bekämpfung der Bau der Blütenstände und der Blüten. Es ist klar, daß an einer feingegliederten, dichten Blütenrispe, die dem Spritzstrahl gewissermaßen abwehrend ihre Stielchen entgegenstreckt oder an einer gedrungenen Weintraube eine gleichmäßige Bedeckung aller Flächen mit dem Giftstoff beim Spritzen und Verstäuben kaum zu erreichen ist. Man darf schon aus diesem Grunde die Wirksamkeit der Gifte am Obst nicht auf die Trauben übertragen. Die Raupe weicht jedenfalls den vergifteten Stellen aus, wenn andere zu erreichen sind. Sehr hinderlich ist ferner die Eigenschaft der Rebenblüte, die Blütenblätter beim Oeffnen in Gestalt eines zusammenhängenden Käppchens abzuwerfen; vor dem Aufblühen aufgetragene Gifte sind deshalb nachher nicht mehr imstande, die Blüten von oben her zu schützen. Dieser Nachteil wiegt um so schwerer, da wir, wie näher ausgeführt werden soll, gerade mit den wirksamsten Giften die Stöcke vor dem Aufblühen behandeln sollen. — In dem Falle steht auch das schnelle Heranwachsen der jugendlichen Blütenstände in der Zeit vom Erscheinen der gedrängt gestellten Knospen bis zum Aufbrechen der langgestielten Blütchen einer dauernden Wirkung entgegen; innerhalb weniger Tage — und zwar der kritischen für diese Art Bekämpfung — verlängert sich der Blütenstand um ein mehrfaches. Die ursprünglich dicht gedrängten Partikelchen des aufgetragenen Giftstoffes entfernen sich damit in kurzer Zeit weit voneinander.

Bei der chemischen **Winterbekämpfung** werden die Spritzmittel entweder auf die Stamm und Schenkel umhüllende abgestoßene Borke aufgetragen oder man beseitigt diese erst mit Hilfe der später zu nennenden Vorrichtungen und trägt dann das Mittel auf die entblößte junge Rinde auf. In beiden Fällen hat nach meinen Erfahrungen diese Winterbehandlung keinen wesentlichen Erfolg (vgl. hierzu wie für alle weiteren Einzelheiten über chemische Versuche meine Arbeiten 1909, V u. 10); wird das Mittel auf die alte Rinde gebracht, so dringt es nur an wenigen Stellen zu den Cocons durch, man mag noch so verschwenderisch arbeiten. Hierin ist ein prinzipieller Unterschied gegeben gegenüber der Winterbehandlung gegen Schädlinge der Obstbäume. Beseitigt man die Rinde, so werden schon bei dieser Arbeit, wenn sie gründlich durchgeführt werden kann, so viele von den wirklich bloßgelegten Puppen getötet, daß die Behandlung die Kosten nicht mehr lohnt. Zudem werden sich kleinere Winzer kaum

dazu verstehen, diese beiden kostspieligen Bekämpfungsarten miteinander zu verbinden.

Für die chemische Winterbekämpfung kam bis jetzt ernstlich nur das Karbolineum in Betracht (das von NÖRDLINGER und SCHACHT von mir eingehend geprüft), allein es mußten auch noch andere bei der Bevölkerung infolge von Reklame beliebte Mittel wiederholt und genau angewendet werden, um einer Anwendung im großen möglichst vorzubeugen, obgleich von vornherein keine Aussicht auf Erfolg damit bestand.

Die Winterbehandlung mit Karbolineum ist, nach den Ergebnissen eigener Versuche und nach Beobachtungen in der Praxis, auch nicht ganz ohne Gefahr für die Reben. Es scheint, daß Schäden entstehen können durch Eindringen des Giftes in das junge Holz, wenn man frühzeitig behandelt, und nachweisbar entstehen welche — und zwar erhebliche — wenn man mit der Behandlung bis zum Erwachen der Augen wartet. Der Winzer wird da nicht leicht Sicherheit über die Zeit der Anwendung bekommen können, insbesondere kann er das Stadium, in dem sich die Augen befinden, gegen Ende der Vegetationsruhe nicht gut feststellen.

Bei der **Sommerbehandlung** haben zwei Gifte in den letzten Jahren die Hauptrolle gespielt, das Arsen und das Nikotin.

Arsenpräparate (Schweinfurter Grün, arsensaures Blei, As_2O_3 u. a.) werden seit langem im Pflanzenschutz angewendet. „Ein Landwirt namens Markham aus dem Staate Michigan behauptet bereits 1867, Schweinfurter Grün gegen den Kartoffelkäfer verwendet zu haben" (HOLLRUNG). Im Weinbau wird es gegen Haltica ampelophaga Guer., Fidia viticida und gegen den Traubenwickler in Amerika und Frankreich seit Jahren gebraucht, und zwar in Frankreich bis jetzt vorwiegend Schweinfurter Grün, in Amerika arsensaures Blei. Bei uns hat sich DEWITZ (siehe besonders 1907 und 1908) speziell um die Prüfung der Wirksamkeit zahlreicher Arsensalze als Mittel gegen den Traubenwickler verdient gemacht und er bezeichnet als wirksamstes das arsensaure Blei, an die zweite Stelle setzt er das Schweinfurter Grün. In größerem Maßstabe wurde dieses in der Pfalz von Dr. BASSERMANN-JORDAN (vgl. seinen Bericht 1908) versuchsweise angewandt, er empfiehlt es zur Bekämpfung. Ich habe im Jahre 1907 nach Besichtigung dieses Versuchsgeländes Versuche mit arsensaurem Blei (2 kg auf 1 hl) und Schweinfurter Grün gemacht, und mit verspäteter Bleiarseniatbehandlung — mein Amtsantritt kam für eine rechtzeitige zu spät — gegen die erste Generation am 29. Juni bis zur Kontrolle am 1. Juli immerhin 45 Proz. der noch vorhandenen Raupen getötet; bei Behandlung gegen die zweite Generation erzielte das arsensaure Blei bei einmaliger Anwendung einen Gewinn von 70 Proz. Trauben, das Schweinfurter Grün bei zweimaliger einen solchen von nur etwa

50 Proz. Der Kontrolltermin lag hierbei etwas früh, am 1. Sept.; erfahrungsgemäß treten von da ab bis zur Lese oft noch zahlreiche junge Räupchen auf. Jedenfalls ergibt sich die bedeutend höhere Wirksamkeit des arsensauren Bleis. Sie ist wohl dem Umstand zuzuschreiben, daß das arsensaure Blei in viel stärkeren Dosen, bis zu 2 kg auf 1 hl, angewendet werden kann als das Schweinfurter Grün; von diesem rufen Konzentrationen von über 200 g pro Hektoliter schon Beschädigungen an den Reben hervor.

Ein Versuch mit Schweinfurter Grün auf ausgedehnterem Galände (1 Morgen) fand 1909 gegen die erste Generation statt, am 25. Mai, als die Raupen aufzutreten begannen. (Nach Mitteilungen von CAPUS auf dem heurigen französischen Weinbaukongreß über Versuche im Bordeauxgebiet wäre als noch früherer Termin die Zeit des „stärksten Mottenfluges" angezeigt, da nach seinen Beobachtungen Arsensalze nicht nur als innere Gifte, sondern auch als Abschreckungsmittel bei der Eiablage wirken; die Wickler sollen danach die Gegenwart dieser für uns geruchlosen Stoffe wahrnehmen.) Nach der Behandlung ging Regen nieder und darauf folgte die schon erwähnte Periode schwankender, zum Teil tiefer Temperaturen und ein Wiederaufleben der Kalamität gegen Ende der ersten Fraßperiode. Es wurde zahlenmäßig am 12. Juni ein Unterschied im Befall zwischen behandelten und unbehandelten Stöcken von 40 Proz., am 16. Juni ein solcher von noch 36 Proz. berechnet — Zahlen, die den Ansprüchen der Praxis nicht entfernt genügen — und noch vor Ende der ersten Fraßperiode war der Befall so gut wie ausgeglichen, eine Folge des verzettelten Auftretens beim Schädling und der Niederschläge. Das gleiche Ergebnis wurde von privaten Versuchsanstellern gemeldet, auch in Fällen, wo die Behandlung zwei- und mehrmals wiederholt wurde.

Bei solchen Versuchen von kleinerem Umfange ist, wie hier beiläufig bemerkt werden muß, ein gutes Herbstergebnis niemals zu erwarten, sofern nur gegen die erste Generation gespritzt wird, es kann darum auch nicht als Kriterium für den Wirkungsgrad eines solchen Mittels benutzt werden: In den allermeisten Fällen findet natürlich beim zweiten Flug eine Reinvasion aus der unbehandelten Umgebung statt. Viele Interessenten geben trotz aller Aufklärungsversuche und Aufforderungen zu gemeinsamem Vorgehen immer wieder hohe Summen für diese Art von „Bekämpfung" aus und geben dann ihr Urteil nach dem Ausfall des Herbstes ab. Als Versuchsansteller sind wir aus dem gleichen Grunde gezwungen, sofern wir ein zuverlässiges Urteil über die Wirksamkeit eines gegen die erste Generation angewendeten Mittels erhalten wollen, genaue Zählungen nach Blütenständen und Räupchen in jedem Versuchsfeld nebst einer zugehörigen Kontrollparzelle vorzunehmen, und das möglichst mehrmals, um den Prozentsatz

der vernichteten Raupen zu bezeichnen, eine zeitraubende und eintönige, aber unerläßliche Arbeit.

Ueber die Möglichkeit einer Anwendung von Arsensalzen gegen die zweite Generation sind die Meinungen noch geteilt. Eine Einigung wäre wichtig, da immerhin Fälle von nachhaltiger Wirkung festgestellt sind (vgl. oben meine Zahlen). So meint HOLLRUNG, es „ist nachgewiesen worden“ (von wem?), „daß eine Vergiftungsgefahr nicht mehr vorliegt, sobald der betreffende Gegenstand innerhalb drei Wochen vor der Ernte, bezw. vor dem Genuß, keine Arsenspritzung mehr erhalten hat“. Es handelt sich hier um das Schweinfurter Grün, von dem prozentuell nur kleine Mengen verwendet werden. L. O. HOWARD, der Vorstand der Zentrale für Bekämpfung in Washington, berichtete mir aber ähnliches auch vom arsensauren Blei in Amerika: Man schiebt dort den letzten Termin bis zur sechsten Woche vor der Ernte hinaus. — Ich kann mich Dem nicht anschließen. Die Analysen, welche die pfälzische Kreisversuchsstation (Prof. Dr. HALENKE) in zuvorkommender Weise für mich gemacht hat, zeigen für den aus der oben erwähnten am 6. August mit arsensaurem Blei (2 kg auf 1 hl) gespritzten Parzelle gewonnenen Wein:

Blei	0,00092	pro	100 ccm
Arsen	0,00131	„	100 „

Ueber die Frage ist eine umfangreiche Arsenkontroverse entstanden (vgl. SCHWANGART und FUHR 1909), an der sich Landwirtschaftler und Hygieniker in Frankreich und Deutschland beteiligt haben (unter anderem auch unser Reichsgesundheitsamt). In Frankreich steht man gegenwärtig in der Praxis auf dem Standpunkt, daß Schweinfurter Grün und arsensaures Blei verwendet werden dürfen, aber nur gegen die erste Generation; bei uns verwirft man das arsensaure Blei überhaupt, wegen der hohen Dosierung und des Bleigehaltes, das Schweinfurter Grün soll nur vor dem Verblühen angewendet werden. Ich möchte mich auf den letzteren Standpunkt stellen, ohne mir in hygienischen Angelegenheiten ein zuständiges Urteil anzumaßen; die Analyse des Weines nach dem erwähnten, für die Bekämpfung verspäteten Sommerversuche mit arsensaurem Blei veranlaßt mich dazu. Der Versuch fand statt am 1. Juli (also immerhin nach dem letzten Termin der Franzosen), die Analyse gibt:

Blei	Spuren
Arsen	0,000 283

Die Lese fand für diese Versuchsparzelle wie bei der erstgenannten drei Wochen zu früh im Vergleich mit dem öffentlichen Lesetermin, am 11. Sept. statt.

Dagegen schließe ich mich für die bei uns empfohlene frühzeitige Schweinfurter-Grün-Behandlung der in beiden Ländern geltenden Ansicht an, daß sie bis

zum Verblühen zulässig ist, auf Grund der eingehenden Weinuntersuchungen VON DER HEYDES (1907).

Selbstverständlich müssen sich die mit dem Herrichten der Arsenbrühen betrauten Leute bestimmten Vorsichtsmaßregeln unterwerfen. Ich habe wiederholt öffentlich darauf hingewiesen. Die Herstellung einer Paste als Ausgangsmaterial (NÖRDLINGER) war ein Fortschritt im Interesse der Sicherheit.

Eine andere Frage blieb die, ob man angesichts des Vorgehens der Amerikaner das Schweinfurter Grün als Bekämpfungsmittel gegen den Traubenwickler unter den Chemikalien noch in die erste Linie, etwa neben das arsensaure Blei, stellen kann. Mein erster vergleichender Versuch (1907) mußte mich schon vom Gegenteil überzeugen.

Das Schweinfurter Grün hat außerdem noch besondere technische Nachteile. Da es schwer ist, muß in den Transportgefäßen die Flüssigkeit ständig umgerührt werden, die Arbeiter müssen die Spritzen auf ihrem Gange durch den Weinberg häufig schütteln, sonst bekommen einzelne Stöcke zu viel und werden beschädigt, andere gehen leer aus. DEWITZ verlangt eigene Vorrichtungen an den Spritzen, um die Flüssigkeit in der nötigen Bewegung zu halten.

Wie bei dieser Sachlage vorauszusehen war, wenden sich, zuverlässiger Information nach (auf dem Kongreß der „Association des viticulteurs"), denn auch die Franzosen mehr und mehr dem arsensauren Blei zu.

Wie hoch ist nun die Wirkung des arsensauren Bleis im Vergleich mit der sonstiger bevorzugter Insektizide bei der Bekämpfung des Traubenwicklers einzuschätzen? Ein Teil der französischen Versuchsansteller bringen es auf gleiche Stufe mit ihrem „Nicotine titrée" (CAPUS), andere taxieren es „etwas höher" (PERRAUD auf dem französischen Weinbaukongreß 1910). HOWARD schreibt mir, er schätze den Erfolg mit Bleiarseniat gegen den dortigen Traubenwickler auf etwa 50 Proz., unter Umständen 75 Proz. Gewinn; er sei von dem Termin der Behandlung abhängig. Wir können mit Fug bezweifeln, ob wir bei der uns unter allen Umständen auferlegten Beschränkung der Behandlung auf die erste Generation einen annähernd so hohen Gewinn erzielen könnten, und in dem Falle würde nach den Zahlen, die ich unten geben werde, wohl, in Uebereinstimmung mit CAPUS, bei der Nikotinbehandlung das gleiche erreicht. Sofern bei der letzteren ein nur 10-proz. Präparat als Basis dient, wie ich das verlange, ist sie überdies bei einiger Achtsamkeit harmlos.

In diesem Zusammenhange muß auch auf die Bewegung hingewiesen werden, die in den Vereinigten Staaten gegen die Anwendung der Arsensalze begonnen hat, wegen der **Schädigungen,** die sie bei dauernder Behandlung **an den Pflanzen** anrichten sollen (vgl. u. a. das

Referat von REH, Z. f. Pflanzenschutz, Bd. 10). Derartige Störungen sind wohl von mehr Giften zu befürchten. Herr Direktor Dr. ZSCHOKKE führt seit einiger Zeit auf dem Gelände der Kgl. Lehranstalten einen Versuch in der Weise durch, daß inmitten einer normal geschwefelten und mit Kupfervitriol-Kalkbrühe gespritzten Parzelle einige Zeilen unbehandelt bleiben. Die Zeilen haben sich bisher durch die Behandlung der Umgebung gegen die Pilzkrankheiten geschützt erwiesen. Im Wachstum und Ertrag aber sind sie den übrigen schon merklich voraus. Der Versuch wird jetzt erweitert, indem neben den unbehandelten und den in der erwähnten Weise behandelten Zeilen weitere regelmäßig mit einem giftigen Insektizid gespritzt werden.

Man setzt bei Berücksichtigung der amerikanischen Berichte gern seine Hoffnung darauf, daß „pflanzliche Gifte" den Pflanzen weniger schaden möchten als „mineralische". Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht wohl auch in ihrer Allgemeinheit einiges, doch kann auch hier nur der Versuch entscheiden. Zum mindesten müssen wir befürchten, daß noch eine weitere Einschränkung in der Wahl der chemischen Mittel eintritt.

Wie weit die Verwendung des **Nikotins** als Mittel gegen tierische Schädlinge zurückgeht, läßt sich nicht ermitteln, weil es seit langem, besonders im Kampfe gegen saugende Insekten und Milben, populär geworden ist. Gegen den Traubenwickler ist es als Bestandteil des „NESSLERschen Mittels" (1883), nach HOLLRUNG auch von ZECHINI und SILVA (1893) verwendet und von letzteren als bestes unter 14 Mitteln befunden worden.

Ein Grundfehler der älteren Nikotinpräparate und der gebräuchlichen Tabakextrakte war die ungleichmäßige Zusammensetzung, vor allem der schwankende Gehalt an der hauptsächlich wirksamen Substanz, dem Nikotin im chemischen Sinne ($C_{10}H_{14}N_2$). Eine in verschiedenen Jahrgängen gleichmäßige Nikotinmenge ist in den Extrakten eben schwer zu erzielen. Der französische Staat stellt nun seit einigen Jahren ein eigenes Präparat zur Bekämpfung des Traubenwicklers her, das die geforderte Gleichmäßigkeit durchweg besitzen soll, das „Nicotine titrée"; nach wiederholten günstig verlaufenden Versuchen von CAPUS und FEYTAUD hat dieses Präparat in der Gironde eine große Verbreitung gefunden. Eine für mich im Laboratorium des Herrn Geheimrat Prof. SOXHLET gütigst gemachte Analyse gibt folgende Zusammensetzung:

Trockenmasse	26,37 %
Glührückstand	6,59 „
Schwefelsaures Ammon	9,40 „
Nikotin gesamt	9,53 „
Nikotin in freier Form	5,07 „
Nikotin gebunden an Schwefelsäure	4,46 „

Die Zusammensetzung war in zwei Proben annähernd die gleiche, die minimalen Unterschiede kommen für die Praxis nicht in Betracht. (Näheres über diese und andere Nikotinpräparate, sowie über die Versuche im Sommer 1908 siehe in meinem diesbezüglichen Aufsatze 1909, 3.)

In Deutschland habe ich als erster den Schwerpunkt der chemischen Bekämpfungsversuche auf die Nikotinbehandlung gelegt, und zwar verwendete ich anfangs das von der französischen Manufaktur gelieferte Produkt und gewisse deutsche, aus einheimischen Tabaken hergestellte Nachahmungen. Die letzteren wurden schnell verlassen, da sie ungleichmäßige Zusammensetzung und andere Nachteile zeigten [1]. Im Jahre 1908 wurden wohl die umfangreichsten Versuchsfelder behandelt, die bisher zum Zwecke von Bekämpfungsversuchen der Leitung einer Persönlichkeit unterstellt worden sind; das Forster Versuchsfeld, auf dem mit Nicotine titrée gearbeitet wurde, umfaßte allein über 50 Morgen. Bei der Ueberwachung waren der Volontärassistent der Kgl. Lehranstalt Herr Julius Meyer-Edenkoben und die Verwalter der beteiligten Weingutsbesitzer behilflich. Es wurden derartige Dimensionen gewählt aus Rücksicht auf die Interessenten, die angesichts der Notlage eine Vereinigung von Versuchsanstellung und Bekämpfung anstrebten. Es hat sich jedoch gezeigt, daß auf so umfangreichen Versuchsfeldern die Ueberwachung der an die schwierigere Spritztechnik bei der Bekämpfung des Traubenwicklers nicht gewöhnten Arbeiter leidet, und damit auch selbstverständlich die Gleichmäßigkeit und der Wert des Versuchsergebnisses, so daß auch den Interessenten indirekt Schaden dabei erwächst. Bei meinen weniger umfangreichen und dafür zahlreicheren Versuchen im folgenden Jahre wurden auf Staatskosten zuverlässige Persönlichkeiten zur Ueberwachung der einzelnen Arbeiter herangezogen, und ich kann behaupten, daß auch unter diesen Umständen Versuchsfelder von über einem Morgen Umfang sich als noch zu groß erwiesen.

Folgende Ergebnisse ließen sich 1908 mit Sicherheit feststellen: Bei einer Behandlung, welche am 30. Mai zum ersten Male durchgeführt, am 6. Juni wiederholt wurde, ergab sich an einer Stelle, wo die Behandlung sicher gut überwacht worden war, noch am 24. Juni als höchste Vernichtungsziffer 56 Proz.; leider entsprach dem sichtlichen und von den Besitzern anerkannten Erfolg gegen die erste Generation nicht das Herbstergebnis, wenn der Behang in dem erwähnten umfangreichen Gelände auch den der Umgebung übertraf.

1) Es war von Anfang an mein Wunsch, den einheimischen Tabakbau und die einheimische Fabrikation bei der Bekämpfung heranzuziehen, auch um die Präparate billiger zu machen. Es scheint jedoch fast, daß sich wirklich — wie mir vor dem Versuche schon versichert wurde — diese Produkte zur Herstellung derartiger Extrakte nicht eignen.

Ferner zeigt sich beim Vergleiche der Behandlung auf den verschiedenen Versuchsfeldern, daß immer die freier gelegenen und dem Luftzug mehr ausgesetzten hinter den geschützteren in der Wirkung zurückblieben. Ich führte diesen Unterschied auf die Flüchtigkeit des Nikotins zurück, und ich meine, daß diese Eigenschaft gerade in unserer von heftigen Winden oft heimgesuchten Gegend einen bemerkenswerten Nachteil bedeutet: Wenn freiere Lagen bei der Nikotinbehandlung schlecht abschneiden, so ist es natürlich nicht gut möglich, ganze Gemeinden zu einheitlichem Vorgehen damit zu bringen. Ich setzte nun für die freien Lagen meine Hoffnung in die Anwendung von an Säuren gebundenem Nikotin. Wie wir sehen (vgl. die Analyse), ist auch im Nicotine titrée ein Teil des Alkaloides (an Schwefelsäure) gebunden, doch ist mehr als die Hälfte frei. Und der Anwendung von total gebundenem Nikotin begegnet eine neue Schwierigkeit, nämlich der dringende Wunsch der Winzer, die Bekämpfung des Traubenwicklers und der Peronospora gleichzeitig vernehmen und hierzu die Insektizide mit Kupfervitriolkalkbrühe gemischt anwenden zu können, wie das ja z. B. auch bei der Arsenbehandlung geschieht. Bei dieser Mischung wird nun voraussichtlich gebundenes Nikotin frei durch Bindung seiner Säure an den in der gangbaren Kupferkalkbrühe im Ueberschuß vorhandenen Kalk, vielleicht auch an Kupfer. Eine Lösung erschien in zwei Richtungen möglich:

1. In der Herstellung eines neuen Präparates, welches an eine Mineralsäure gebundenes Nikotin und Kupfer in der Weise vereinigt, daß die Nikotinverbindung nach der Behandlung andauert. Diese Aufgabe mußte natürlich Chemikern überlassen bleiben.

2. In der Verwendung von an Pflanzensäuren gebundenem Nikotin, Tabakextrakt, also der Rückkehr zu dem ältesten Rezept, mit der Vorbedingung, daß die Extrakte konstanten Nikotingehalt haben müßten. Ich war überdies der Ansicht, daß Extrakte schon deshalb stärker wirken könnten, als die bis dahin geprüften Präparate, weil in den Extrakten diejenigen Bestandteile neben dem Nikotin konzentriert enthalten sind, welche den charakteristischen, Insekten abschreckenden Geschmack und Geruch des Tabaks ausmachen[1]).

---

1) Man hat Versuche angestellt, die Traubenwickler mit lediglich durch Geruch wirkenden insektifugen Mitteln zu bekämpfen. Hierbei entsteht die Schwierigkeit, daß Substanzen, deren Geruch sich bald verflüchtigt, wie der in der Pfalz vielfach angewendete Naphthalinschwefel — zur gleichzeitigen Bekämpfung von Traubenwurm und Oidium — so gut wie gar keine Wirkung ausüben, solche von beständigem Geruche dagegen den Wein verderben, wie das z. B. bei Phenol etc. zu befürchten ist, auch wenn die Behandlung frühzeitig stattfindet. Der Tabakextrakt macht hierin eine Ausnahme, sofern nicht zu spät behandelt wird, wie ich noch ausführen werde.

Bei der Gelegenheit seien einige Worte gesagt über die Aussichten mit geschmacklichen Anlockungsmitteln. Süßigkeiten haben sich gegen Imagines und Raupen nicht bewährt: Zusatz von Melasse

Es galt daher im vergangenen Jahre zu erproben: die Wirksamkeit von Pflanzenextrakten mit konstantem Nikotingehalt, die von total freien und von ganz an Mineralsäuren gebundenem Nikotin, sowie womöglich auch von einem Präparate, das für Peronospora- und Wurmbekämpfung gleichzeitig bestimmt, den oben erwähnten Anforderungen genügte. Außerdem mußten Versuche zu verschiedenen Zeiten, insbesondere auch die von den Franzosen bevorzugte Behandlung zur Zeit des Mottenfluges erprobt werden, bei der das Nikotin in dreifacher Eigenschaft wirken soll, als inneres Gift, Kontakt- (d. h. wohl hier Atem-)gift für Raupen und Eier und als Abschreckungsmittel für die Motten. Die einzelnen Versuchsanstellungen sollen hier nicht besprochen werden.

Das an Schwefelsäure total gebundene Nikotin (Firma MERK-Darmstadt) blieb an Wirksamkeit hinter dem vollkommen freien Nikotin der gleichen Firma weit zurück; ein Präparat dieser Art, das zugleich zur Peronosporabekämpfung dienen soll, wurde von Chemiker BART, Bad Dürkheim, hergestellt, es traf verspätet ein; die Aussichten dieser Idee sind natürlich mit dem geringen Erfolge des gebundenen Nikotins für sich (d. h. nur mit einem Haftmittel, Melasse vermengt) gesunken. Am besten von allen schnitt der konzentrierte Extrakt ab, den die Firma EVERTH-Hamburg lieferte (eine Probe auf den Gehalt geprüft im Laboratorium von Geh.-Rat VON SOXHLET), gut auch das freie Nikotin (aus dem 99-proz. Rohnikotin der Firma MERK verdünnt) und das Nicotine titrée, doch zeigte sich hier wieder der beeinträchtigende Einfluß freier Lagen.

Ich halte mich weiter an die Ergebnisse mit dem erfolgreichsten Präparate, dem Tabakextrakt von EVERTH. Die Lage, in der er neben dem freien Nikotin angewendet wurde, war nicht besonders exponiert, auch die Wirkung des freien Nikotins war dort nicht herabgesetzt.

Es handelt sich im folgenden um Klärung des Einflusses von Witterungsfaktoren und desjenigen der Lebensweise unserer Polychrosis botrana auf die Versuchsergebnisse. Die mit anderen Nikotinsorten erhaltenen Resultate entsprechen in dieser Hinsicht ganz denen der Behandlung mit dem EVERTHschen Extrakt.

---

zu Bekämpfungsmitteln (verschiedene Baryumsalze, Nikotin u. a.) hat bei unseren Versuchen die Vernichtungsziffer nicht erhöht, „Dachycida", der bekannte von Italien und Istrien gegen die Olivenfliege verwendete Arsensyrup, hat in Geisenheim versagt. Mit Pikrinsäurelösung bestrichene Blüten nahmen meine Raupen an, sie verpuppten sich daran (Beobachtung an gefangen gehaltenen) und lieferten mir normale Schmetterlinge. Diese legten noch im Zuchtglase Eier ab und die Eier haben sich wieder entwickelt.

Andererseits möchte ich darauf hinweisen, daß Versuche mit geschmacklichen Anlockungsmitteln für die Imagines noch zu wenig berücksichtigt worden sind; der augenscheinlichen Unempfindlichkeit der Schmetterlinge und Raupen gegen scharfe und stark süße Stoffe steht die oben erwähnte, erwiesene Fähigkeit, zwischen Rebsorten zu unterscheiden, gegenüber. Es bietet sich hier ein weites Feld für gleichzeitig theoretisch interessante Experimente.

Mit der ersten Versuchsanstellung wartete ich nur bis die Anzeichen dafür vorhanden waren, daß der Flug der Wickler — es kam hier vorwiegend Polychrosis botrana in Betracht — seinen Höhepunkt zu erreichen schien. Es wurde danach am 19. Mai angefangen. Eine zweite Versuchsanstellung in einer anderen Parzelle erfolgte am 25. Mai, eine dritte am 7. Juni, als schon zahlreiche Räupchen erschienen waren. Am Abend des 25. Mai, des Tages der zweiten Versuchsanstellung, ging jener heftige Regen nieder, der zur selben Zeit in Neustadt auf die Schweinfurtergrün-Behandlung gefolgt war (vgl. dort). Dennoch ergab sich bei der Kontrolle 4 Wochen nach dem ersten Spritztermin noch 60 Proz. Unterschied im Befall zugunsten der behandelten Parzelle. Man könnte aus dem Vergleiche dieser Ziffer mit der bei der Schweinfurtergrün-Behandlung erzielten (40 Proz. am 12. Juni) auf eine größere Widerstandsfähigkeit des Nikotins gegen Niederschläge schließen. Dieser Schluß hat jedoch wenig Wahrscheinlichkeit für sich, denn es ist nicht gut möglich, daß eine leicht verdunstbare und wasserlösliche Substanz wie das Nikotin Niederschlägen besser standhalten sollte; ich möchte die Ursache vielmehr in der schnelleren Einwirkung des Nikotins erblicken, da es neben seiner Eigenschaft als Nahrungsgift noch die eines rapid wirkenden Atemgiftes und eines die Wickler bei der Eiablage, die damals in vollem Gange war, abschreckenden und irre machenden Geruchsstoffes zu haben scheint.

Wenn danach die Arsensalze dem Nikotin gegenüber insofern im Vorteil sind, als sie in geschützten und exponierten Weinbergen die gleiche Wirksamkeit entfalten, so haben die Nikotinpräparate dafür den Vorteil einer stärkeren Wirkung auch bei ungünstigem Wetter voraus.

Daß der EVERTHsche Extrakt an Wirksamkeit an sich das Schweinfurter Grün übertrifft, ergibt sich aus dem Ergebnis, das in der zuerst (am 19. Mai) gespritzten Parzelle 4 Wochen nach der Behandlung festgestellt wurde. Der Unterschied an Raupen beim Vergleich mit der Kontrollparzelle betrug 73 Proz. Aber auch in der am 7. Juni gespritzten wurden noch 61 Proz. berechnet. Dieses Ergebnis ist praktisch wichtig, weil es zeigt, daß sich die Winzer nicht zu ängstlich an einen genauen Termin zu halten brauchen: es wäre dies bei der Art des Fluges bei uns und bei unserem Witterungscharakter auch gar nicht nach französischem Muster einzuführen. Dabei muß aber festgehalten werden, daß frühzeitige Spritzungen am meisten Erfolg hatten, so gut wie in Frankreich.

Indessen hat der weitere Verlauf der Fraßperiode durch das Erscheinen zahlreicher Raupen der ersten Generation noch gegen Ende Juni dem Erfolge der Behandlung völlig Abbruch getan. Auch die höchste Ziffer von 73 Proz. Unterschied sank schnell unter 40 Proz. herab. Von einem

Herbstergebnis wäre sicher auch bei größerer Ausdehnung der Versuchsfelder (eines umfaßte ohnedies schon 8 Morgen) wenig mehr zu bemerken gewesen. Eine erneute Spritzung gegen Ende Juni hätte allerdings einen Teil des Erfolges erhalten können. Hierbei ist aber zu beachten, daß die wiederholte Nikotinbehandlung auch für bemitteltere Besitzer bei größerer Ausdehnung sehr teuer kommt. Die Beobachtung des Auftretens neuer Wicklerschwärme oder Raupenmassen ist für die Winzer schwierig, bei allmählichem Ab- und Zunehmen wird sich die Bedeutung dieser Erscheinungen auch dem Urteil des Geübten entziehen, und eine Feststellung und Verkündigung der Termine zur Wiederholung des Spritzens von seiten der amtlichen Stellen wird sich schon deshalb nicht mit der Sicherheit durchführen lassen wie bei der Bekämpfung der Peronospora, weil der Verlauf der Kalamität in den verschiedenen Gegenden mehr differiert.

Als drittes nach meiner Ansicht wirksames Mittel gegen die erste Generation käme die DUFOURsche Flüssigkeit in Betracht (ein seifiger Auszug von Insektenpulver). Er wurde im Jahre 1892 zuerst, und zwar als Spezifikum gegen den Traubenwurm angewandt, ist jedoch bei uns hauptsächlich der hohen Kosten und der mit der Behandlung verbundenen Mühe wegen, trotz seiner Wirksamkeit, wieder abgekommen. Es sollte berücksichtigt werden, daß die besten Nikotinpräparate annähernd ebensoviel kosten und daß die Mühe bei der Anwendung infolge der Vollendung der modernen Spritzen auch nicht mehr so groß ist. Ich habe die Wirkung auf einem Versuchsfelde des verstorbenen Reichsrates VON BUHL kennen gelernt und muß sagen, daß auch sie die des Schweinfurter Grüns in benachbarten Weinbergen entschieden übertraf. Im vergangenen Jahre habe ich Versuche gegen die zweite Generation damit angestellt, ich werde noch kurz darüber berichten.

Zuvor eine Zusammenfassung über die Aussichten mit bloßer Bekämpfung der ersten Generation mit Hilfe chemischer Mittel. Ich entnehme sie größtenteils der schon erwähnten Abhandlung über die „Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes in Bayern" (vgl. auch 1909, 5). „Wir haben uns nun die allerwichtigste Frage vorzulegen, nämlich die, welche **Aussichten** die Bevölkerung bei möglichster Beachtung der Vorschriften mit der chemischen Heuwurmbekämpfung gegenwärtig hat." Die Vorschriften bestehen nach meinen Versuchen: in der Einführung einer zweiten Anwendung — Einhaltung der richtigen Zeit — einer dritten Anwendung, wenn sich auffallende Schwärme nach der zweiten zeigen sollten — Schulung des Arbeiterpersonals für die Besonderheiten der Wurmbekämpfung — gemeinsamem Vorgehen aller mit nur anerkannt wirksamen Mitteln. „Da muß gesagt werden, daß sich unsere Ergebnisse nicht in vollem Umfange in die Praxis übertragen lassen. Es muß bedacht

werden, daß trotz aller Vorsicht bei der Festsetzung der Spritztermine doch unvorhergesehene Aenderungen im Wetter und im Auftreten des Schädlings vorkommen, und daß eine mehrfache Wiederholung umständlicher und kostspieliger ist, als etwa bei Bekämpfung der Peronospora; eine vorbeugende läßt sich oft überhaupt nicht nachholen." Außerdem wird es kaum möglich sein, speziell in kleineren Betrieben, eine so intensive Behandlung vorzunehmen, wie sie z. B. zu unserem Erfolge geführt hat. Es wurden dort pro Morgen „bei einmaliger Behandlung über 300 l Spritzbrühe mit 2 kg Nikotinextrakt à 3,30 M. pro pro Hektoliter gebraucht, um die vollständige Benetzung aller Gescheine (Blütenstände) zu ermöglichen, die schon einer gleichmäßigen Kontrolle wegen nötig war. Die Behandlung von 8 Morgen erforderte mehrere Tage und ein starkes Arbeiterpersonal. Ich glaube danach, daß in der Praxis mit Hilfe der wirksamsten, gegenwärtig bekannten Methoden etwa 30—40 Proz. von dem gerettet werden kann, was der Wurm sonst verderben würde." Nach den eben aufgezählten Versuchsergebnissen ist diese Einschätzung keinesfalls zu niedrig ausgefallen. MUTH (1910) kommt zu einem ähnlichen Schlußergebnis: „Nach allen diesen Erfahrungen komme ich zu dem Schluß, daß die bisherigen Ergebnisse der vorbeugenden Behandlung des Heuwurmes bei uns eine Empfehlung derselben in der großen Praxis nicht gestatten. Man darf nicht vergessen, daß es dieser kaum möglich sein wird, unter gleichen Umständen auch nur Erfolge zu erzielen, die bei unseren Versuchen wenigstens teilweise vorhanden sind. Dagegen verdienen die nikotinhaltigen Präparate in erster Linie, daß wir damit weitere Versuche anstellen. Es ist zu hoffen, daß diese auch bei uns schließlich zufriedenstellende Ergebnisse liefern werden." Wie schon gesagt wurde, habe ich auf die Ausgestaltung der Nikotinversuche besondere Sorgfalt verwendet, ich kann jedoch auch sie nicht für geeignet halten, um wirklich zufriedenstellende Ergebnisse, d. h. sichere Wirkuug bis zum Herbst und Rettung des größten Teiles der Kreszenz, zu erreichen. Aus diesem Grunde müssen wir den größten Wert darauf legen, die chemische Heuwurmbekämpfung, die in den letzten Jahren das Interesse ganz auf sich konzentriert hatte, durch anderweitige Mittel zu ergänzen, mit der Zeit vielleicht zu ersetzen. Hier bieten sich dreierlei Aussichten:

1) die chemische Bekämpfung der zweiten Generation,
2) die „mechanischen" Methoden,
3) die Bekämpfung auf natürlicher („biologischer") Grundlage.

Was den ersten Punkt angeht, habe ich schon auf die erhöhten Schwierigkeiten hingewiesen, die bei der stärkeren Laubentwicklung um diese Zeit der Bekämpfung erwachsen müssen. Unter den sonstigen Schwierigkeiten ist hervorzuheben die Gefahr des Einflusses der Mittel auf die Weine, und hier

nun hat die Traube bei unseren Versuchen eine Empfindlichkeit gezeigt, welche unsere begründete Hoffnung, mit der **Bekämpfung der zweiten Generation** etwas auszurichten, stark herabgesetzt.

Dies ist um so mehr zu bedauern, als einige Mittel sich wenigstens bei kleineren Versuchen als recht wirksam erwiesen haben und anscheinend einflußreicher auf das Herbstergebnis waren als die gesamte chemische Behandlung gegen die erste Generation.

Daß wir das Bleiarseniat zu diesen Mitteln zählen können, und daß es trotzdem nicht in Betracht kommen kann, habe ich schon erwähnt.

Von den französischen Versuchsanstellern wurde ihr „Nicotine titrée" für diese Behandlung in Vorschlag gebracht. Sie wenden es zur Zeit des zweiten Fluges an und können im dortigen Klima (in Bordeaux) mit einer Spritzung um Mitte Juli rechnen; dieser Termin ist für uns leider zu früh, wir müssen Ende Juli abwarten, und damit hängt vielleicht das Mißgeschick bei unsern Versuchen zusammen; es kann aber auch sein, daß sich ein leichter scharfer Beigeschmack in den dortigen gerbstoffreichen Rotweinen nicht so bemerkbar macht als in unseren überaus empfindlichen Weißweinen.

Bei allen zur Spätbehandlung dienenden Mitteln spielt die Schmierseife eine Rolle. Sie wird für sich sowohl wie in Mischung mit anderen Insektiziden angewendet. AUDEBERT hat Harzseife gegen die erste Generation (vgl. SCHWANGART und FUHR), LÜSTNER (1908) gewöhnliche Seife gegen diese, FUHR meines Wissens zuerst bloße Schmierseife gegen die zweite Generation empfohlen (1909). Bei meinen Versuchen hat sich Seifenbehandlung (mit zahlreichen Seifensorten, zu verschiedenen Terminen und an verschiedenen Orten) gegen die erste Generation niemals, wohl aber hat sie sich gegen die zweite Generation bewährt (1910). Dieser scheinbare Widerspruch erklärt sich daraus, daß Seife vorwiegend als Antiseptikum gegen Botrytis cinerea wirkt, den Pilz der Edel- und der Sauerfäule, der durch frühzeitiges Umsichgreifen an Wurmtrauben den Schaden mächtig vergrößert (FUHR 1909, SCHWANGART 1909, V, MUTH 1910). Kombiniert man Schmierseife mit einem wirksamen Insektizid, vor allem mit Tabakextrakt oder Insektenpulver (DUFOURsches Mittel), so wird eine zwiefache und wesentlich erhöhte Wirkung erzielt. So haben wir 1910 mit einmaliger Anwendung von EVERTHschem Extrakt und Schmierseife Ende Juli in einer Zeile, die mitten zwischen verwurmten lag, einen schönen Herbst bekommen (1910)[1]).

---

1) Ueber die Art der Einwirkung der Seife auf Befall mit Botrytis hat MUTH (l. c.) interessante Einzelheiten festgestellt. „Leider haben wir zurzeit noch keine zuverlässigen Mittel zur direkten Bekämpfung dieses Pilzes. Die günstigen Erfolge der Schmierseifenbehandlung der Trauben speziell im Jahre 1908 sind nach meiner Ansicht teilweise auch darauf zurückzuführen, daß die Beerenhaut unter der

Nach MUTH soll die Behandlung etwa 8 Tage nach dem ersten Mottenflug der zweiten Generation stattfinden; wo es die Umstände gestatten, kann sie nach 14 Tagen nochmals wiederholt werden. „Ungünstige Einflüsse auf den Wein oder gar solche, die sich bei weiterer Behandlung nicht beseitigen ließen, sind bisher bei dem genannten Verfahren nicht hervorgetreten." Dem kann ich, wie bereits angedeutet, leider nicht beistimmen. Weine, die aus derartigen Seifenparzellen stammten, wurden bei einer zur Entscheidung dieser Frage abgehaltenen Probe (1909) von den besten Zungensachverständigen als fremd schmeckend bezeichnet und das gleiche widerfuhr heuer Versuchsweinen aus den Zeilen, die mit Insektiziden und Schmierseife behandelt worden waren, denjenigen aus der nur Ende Juli mit Tabakextrakt erfolgreich behandelten Zeile nicht ausgenommen. Nach zweimaliger Behandlung war der Geschmack auffallender.

Möglich, daß bei bloßer Schmierseife die Qualität der bekanntlich sehr verschieden zusammengesetzten Seifen eine Rolle spielt; das müßte durch besondere Versuche erprobt werden, allein auch zutreffenden Falles bliebe die Lage des Interessenten bedenklich genug. Es handelt sich bei den beanstandeten Weinen nicht etwa um einen typischen Seifengeschmack, sondern immer um einen einfachen scharfen Beigeschmack, Seife als solche ist ja nach der Gärung nicht mehr vorhanden. Eine Feststellung, woher der Geschmack rührt, ist durch die Zungenprobe nicht möglich.

Wenn man weiter in Betracht zieht, daß der vergangene regnerische Spätsommer für das Haften der Chemikalien ungünstige Vorbedingungen gab, wird die Hoffnung, die von uns gegen die zweite Generation angewendeten Chemikalien möchten zu diesem Zweck Eingang in die Praxis finden, noch mehr herabgestimmt. Wir müssen ja auch mit einem trockenen Spätsommer rechnen. Die Gefahr einer geschmacklichen Beeinflussung wäre dann noch viel größer. Schließlich sei wiederholt, daß bei jeder Art von chemischer Bekämpfung der zweiten Generation, auch wenn sich die Gefahr für den Wein vermeiden ließe, die technischen Schwierigkeiten übrig blieben, die einer Durchführung im großen erwachsen. Das entscheidende Urteil hierüber wird die Praxis fällen

Einwirkung des Schmierseifenüberzuges erst etwas später dünn und der Infektion zugänglich wird wie die Haut unbespritzter Trauben. Unter Umständen ist damit viel gewonnen. Stellt sich z. B. nach einer Regenperiode im August oder September wieder recht warmes, trockenes Wetter ein, so können unbehandelte Trauben der Fäulnis schon vollständig zum Opfer gefallen sein, während die behandelten in der Hauptsache jetzt noch vollends ausreifen können." Allerdings wird durch diese Verzögerung der Reife — die wir auf unserem Versuchsfelde ebenfalls deutlich verfolgen konnten — die Qualität der Weine herabgesetzt, falls eben nicht im Spätjahre ausnahmsweise warmes Wetter eintritt. Mit diesem nicht geringen Nachteil müssten die Besitzer von Qualitätslagen bei Seifenbehandlung sich abfinden.

müssen, und hervorragende Praktiker erklären gegenwärtig diese Schwierigkeiten für unüberwindlich. — Wir kommen nunmehr zur zweiten Möglichkeit des Ersatzes oder der Ergänzung der chemischen Bekämpfung der ersten Generation, zu den „mechanischen" Methoden.

III. Aussichten der Bekämpfung mit mechanischen und physikalischen Methoden.

Der Ausdruck „mechanische" Bekämpfung ist in der Bevölkerung eingebürgert. Es werden Methoden mit einbezogen, die eher als physikalische bezeichnet werden sollten. Man will mit der gemeinsamen Bezeichnung den Gegensatz zu den später eingeführten chemischen Bekämpfungsmitteln zum Ausdruck bringen.

Am meisten war in der Pfalz der Klebfächerfang verbreitet. SCHMIDT-Edenkoben, OBERTIN, LENERT, A. ZSCHOKKE u. a. haben sich um seine Organisation verdient gemacht. Es ist charakteristisch, daß er sich nur in Gegenden erhalten hat, wo Conchylis ambiguella noch in überwiegender Zahl auftritt; man kann sagen, daß dies bei uns gegenwärtig von Maikammer (exklusive) ab südlich der Fall ist. Es ist von verschiedenen Seiten betont worden, daß hier die Lebensweise von P. botrana entscheidend eingewirkt hat; als gewandterer Flieger läßt sich dieser Wickler nicht so leicht mit dem Klebfächer treffen wie die schwerfällige C. ambiguella. Eine ähnlich veränderte Situation ist durch das Ueberhandnehmen von P. botrana für den Lampenfang geschaffen worden auf den man große Hoffnungen gesetzt hatte, denn es fangen sich weniger Wickler von dieser Art, weil sie gern nachmittags und morgens fliegt, nicht so sehr bei Dunkelheit wie C. ambiguella. Die Aussichten mit dem Lampenfang werden aber schon aus anderen Gründen nicht mehr so hoch veranschlagt. Er hat nur dort wirklich Eingang gefunden, wo außerordentliche Kosten dafür aufgewendet werden konnten, wie in den Kgl. Preußischen Domanialweinbergen im Rheingau unter der Leitung von CZÉH, und auch dort sind die Erfolge meines Erachtens nicht sichergestellt, obgleich es sich wesentlich um C. ambiguella handelte. CZÉH selbst sagt einschränkend (1906), die Erträge seien „auch dort gestiegen, wo der Heu- und Sauerwurm nicht bekämpft wurde, wo er von Natur aus verschwunden war".

Anscheinend ist in dem Falle die Einwirkung des künstlichen Lichtes nicht so gewaltig, wie sie PAGENSTECHER (1909) für die Schmetterlinge im allgemeinen zusammenfassend schildert: „Uebrigens beobachten wir einen fast magischen Einfluß künstlichen Lichtes auf die Lepidopteren, indem es eine ungemeine An-

ziehungskraft auf sie ausübt. Wie dies schon ältere Beobachtungen erwiesen haben (vgl. PAGENSTECHER in Jahrb. Nass. Ver. Naturk., 1875), ist künstliches Licht, namentlich das elektrische Licht, für die Lepidopteren, insbesondere die sogen. Nachtfalter, nahezu verhängnisvoll. . . . DYAR (Psyche, VI) erbeutete in Newyork an 9 Abenden 7874 Stück Bombyciden.... Die Schmetterlinge werden durch das Licht auf große Entfernungen hin angezogen, so auch auf der See durch die Lichter der Schiffe (vgl. PAGENSTECHER im Nass. Jahrb. f. Naturk., 1895). Eine Verschleppung auf weite Entfernung hin und eine ungleiche Ansiedelung an anderen Orten ist ermöglicht durch diesen „Lichthunger", wie ihn SEITZ nennt".

Jedenfalls sollten weitere exakte Versuche (vgl. DEWITZ, ZSCHOKKE) angestellt werden, was sich alles an den Lampen fängt und in welchem Grade einzelne Schmetterlingsarten, Schlupfwespen, von den Schmetterlingen vor allem wieviel Weibchen — meist werden es ja die lebhafteren Männchen sein — sich fangen. Von DEWITZ (1907) mitgeteilte Zahlen sprechen zugunsten der letzteren Annahme. Außerdem ergibt sich daraus die Wahrscheinlichkeit des Bestehens von Protandrie. GESCHER (1907) stellt fest, daß der Ertrag von Bahnhöfen benachbarten Weinbergen besonders unter dem Traubenwickler leide, da durch die Lichter mehr Schmarotzerinsekten als Wickler gefangen würden. Sollte sich dieser Nachteil nicht einfach direkt aus der Lichtwirkung auf weiter entfernte Wicklerschwärme erklären lassen?

Viele Fangapparate beruhen auf dem Prinzip, den Raupen künstliche Schlupfwinkel zum Verpuppen zu bieten. Man hat besonders das Anbringen von Strohbüscheln und Fangröhrchen an den Weinstöcken in Vorschlag gebracht. An Strohbüscheln aus verschiedenen Gegenden habe ich im vergangenen Jahre für die Winterpuppen festgestellt, daß sie in Gegenden angenommen werden, wo starker Befall herrcht; wo dagegen hinreichend Platz zum Verpuppen an den Stöcken etc. vorhanden ist, nur ausnahmsweise. — Die Wirkung der zeitweilig beliebten FUCHSschen Fangbänder wurden im Winter 1907/08 einer Prüfung unterzogen, nachdem sie den sämtlichen Generationen des Jahres zur Verpuppung zur Verfügung gestanden hatten. Von den 300 Stück blieben 145 leer. In den übrigen befanden sich 75 lebende Puppen, 32 leere Puppenhüllen (von ausgeschlüpften der ersten Generation), 5 tote Winterpuppen, 36 Spinnen, 21 Wanzen, 25 lebende Schlupfwespenpuppen, 17 leere desgleichen, 2 Käferlarven, 1 Eulenraupe, 1 Wicklerraupe anderer Art. Danach könnte die Wirkung solcher Fallen unter Umständen nicht nur unzulänglich, sondern auch nachteilig sein, da sie von nützlichen Insekten so stark aufgesucht werden. — Im übrigen läßt sich im Hinblick auf die Verpuppungsweise des Traubenwicklers bestimmt sagen, daß die Wirkung aller Art Fallen immer höchstens einen kleinen Teilerfolg bedeuten wird.

Eine zweifellos wirksame Maßnahme dagegen ist das **Beseitigen der**

abgestoßenen Rinde im Winter. Die Methode ist altbekannt in Frankreich wie bei uns, wir möchten sie von neuem einführen.

Man verwendet dabei verschiedenerlei Instrumente: gekerbte Messer (sogen. „Sägesesel"), Drahthandschuhe, Draht-, Reisstroh- etc. -bürsten u. a. Die Wahl ist meines Erachtens von Wichtigkeit, denn durch Verletzungen an Stöcken entstehen die Schäden, die unsere Winzer gegen die Methode ins Feld führen. Bei einer Prüfung wurden Bürsten von Messingdraht, Stahldraht und Schweinsborsten gemischt, und solche mit Fischbeinspänen als die besten befunden. Bedenklich dagegen ist die Verwendung von Messern und von Bürsten mit reinem Stahldraht, wie sie meistens gebraucht werden.

Mit dieser Methode, bei deren Anwendung die Puppen größtenteils zerdrückt oder mit dem Abreibsel auf den Boden gebracht werden, wird ein größerer Erfolg erzielt als mit allen bisher bekannten chemischen Bekämpfungsmitteln. Sie läßt sich im zweiten Jahre viel besser durchführen als im ersten, da die Masse der losen Rinde dann viel geringer ist. Sie wirkt gleichzeitig gegen den Laubwurm (Oenophthira pilleriana), wenn auch nicht in gleichem Grade; vielleicht ist die Behandlung nicht einmal alle Jahre nötig, wenn sie nur erst einmal gründlich besorgt wird.

Für unser ausgedehntes Gebiet mit hoher Drahterziehung (Fig. 2) hat sie um so mehr Wert, weil dort das gleichfalls wirksame „Anhäufeln" (vgl. unten) nicht durchzuführen ist. Die lange Ruhezeit des Winters steht für diese Behandlung zur Verfügung, während die chemischen Mittel in der arbeitsreichen Sommerszeit angewendet werden müßten.

In Winzerkreisen findet die Methode momentan nicht viel Sympathie. Sie gilt als zu mühsam und zu teuer. Da es sich um ein älteres, der Bevölkerung wohlbekanntes Mittel handelt (vgl. SCHMIDT-EDENKOBEN 1875), möchte ich selbständig kein gegenteiliges Urteil aussprechen. Statt dessen berufe ich mich auf das eines angesehenen Praktikers, der sich mit der Wurmbekämpfung viel Mühe gegeben hat (SCHREIECK 1907): „Der dritte Einwand lautet: wir haben keine Leute! Ich setze dieser Behauptung solange Unglauben entgegen, ... als man nicht einmal den Versuch macht, alle geeigneten Leute der ganzen Gemarkung aufzubieten und ins Feld zu stellen.... Wo die Rentabilität der Arbeit so über jeden Zweifel erhaben ist, wie bei der Wurmbekämpfung, da dürfen wir uns mit der Herbeiholung von Arbeitskräften schon außerordentliche Mühe geben und keine Opfer scheuen. Sollten trotz alledem unsere Bemühungen nicht von Erfolg gekrönt sein, was ich aber nicht glauben kann, so bleibt nur ein Mittel übrig. Ich stehe nicht an, es anzuraten. Dann reißen wir einen Teil unserer Weinberge heraus, vielleicht in einem Gürtel gegen die benachbarte Gemarkung, um eine wurmfreie Schutzzone zu haben.... Denn es ist besser,

weniger Reben gut zu behandeln, als mehr Reben ... in einem wesentlichen Punkte zu vernachlässigen."

Vom Standpunkte des Biologen wäre nur ein Bedenken geltend zu machen: es gehen natürlich eine Menge nützlicher Tiere mit den Puppen zugrunde, so gut wie bei der chemischen Bekämpfung, und wir wissen nicht, was für sekundäre Wirkungen auf das Mengenverhältnis der einzelnen an den Weinstöcken heimischen Arten dabei ausgeübt werden. Ob nicht Schädlinge von bisher geringer Individuenzahl, die von der Entrindung nicht betroffen werden, sich vermehren etc. Man braucht nur an den Rebstecher zu denken, der in der Erde überwintert.

Nachdem uns aber die nützlichen Organismen in ihrer Gesamtheit gegen die Kalamität nicht haben helfen können, sind wir trotz dieser Bedenken durch den Notstand einfach gezwungen, vorerst jede Methode willkommen zu heißen, die Abhilfe bringt. Gleichzeitig ergibt sich aber auch hier wieder die Notwendigkeit, nach weniger bedenklichen Mitteln zu trachten, um sie an die Stelle der das Gleichgewicht der Organismen störenden chemischen und mechanischen Methoden zu setzen.

IV. Versuche zur Heranziehung biologischer Bekämpfungsfaktoren.

Als dritte Möglichkeit, die chemische Bekämpfung der ersten Generation des Traubenwicklers zu ergänzen oder zu ersetzen, habe ich **die Ausbildung einer Bekämpfung auf biologischer Grundlage** bezeichnet.

Nachdem sich aus der bisherigen Schilderung wohl klar ergibt, daß in dem vorliegenden speziellen Falle die chemische Bekämpfung auf besondere Schwierigkeiten stößt, die einerseits im Bau und Verhalten der Rebe, andererseits, und vorwiegend, in der Lebensweise der Polychrosis botrana SCHIFF. unter dem Einflusse unseres Klimas begründet sind, will ich noch kurz die praktischen Vorteile hervorheben, die eine Bekämpfung auf biologischer Grundlage unter allen Umständen vor der chemischen, zum Teil vor jeder Art Bekämpfung mit künstlichen Mitteln, voraus hätte. Das Streben nach dieser Art von Bekämpfung gewinnt dadurch eine über den Einzelfall hinausreichende Bedeutung.

Allgemeine Gesichtspunkte ergeben sich gleichfalls schon aus der bisherigen Schilderung. Direkte Schädigungen der Vegetation würden vermieden, sowohl akute, bei äußerer Beschädigung der oberirdischen Teile der Pflanzen, des Laubes, der Blüten, der Triebe, des Holzes — die sich oft auch ohne die

Schuld des Personals, in unberechenbarer Weise einstellen — wie schleichend auftretende; diese vor allem durch Aufnahme von Gift mit den Wurzeln bei dauernder Behandlung, ein Fall, der immer mehr diskutiert wird, wie ich schon hervorgehoben habe.

Jede Benachteiligung der Produkte, geschmacklich oder durch Vergiftung, würde vermieden. Hierher gehört z. B. im Weinbau auch die Frage der Verfütterung behandelten Laubes an Tiere. Es würde der bei Einführung neuer Gifte immer wiederholten allgemeinen Unsicherheit ein Ende gemacht. Die erwähnte „Arsenfrage" z. B. erstreckt sich auch auf den Obstbau.

Unerwünschte Nebenwirkungen auf nützliche Organismen, wodurch die bestehenden Kalamitäten ins Endlose verlängert und neue heraufbeschworen werden können, kämen weit weniger in Frage.

Die Verluste an Zeit und Geld durch das Experimentieren mit immer neuen Mitteln, die aus Unkenntnis oder in unlauterer Absicht angepriesen werden, seitens der ohnedies bedrängten Bevölkerung kämen in Wegfall. Dieser Faktor trägt gegenwärtig im Weinbau stark dazu bei, die Kalamität zu verschlimmern.

Eine Auslassung des staatlichen Entomologen T. B. SYMONS (Maryland) in seinem Berichte auf dem Entomologenkongreß zu Washington 1906 paßt vollkommen auf die gegenwärtige Situation in der Pfalz und trifft wohl auch für andere landwirtschaftliche Kalamitäten in allen Ländern zu. „Der staatliche Entomologe sieht sich hierzulande der gleichen Begriffsverwirrung gegenüber wie meines Erachtens auch in anderen Ländern, hinsichtlich der ... Insektizide, die auf den Markt geworfen werden. Es ist zu Zeiten wahrhaft komisch, zu beobachten, wie arglos sich Gärtner und Farmer von zungenfertigen Agenten fangen lassen (‚how easely the orchardists and farmers are taken in by a smooth-tonged salesman')."

Die ständig wiederholten und so oft vergeblichen Warnungen vor Chemikalien, Fangapparaten etc., die vom Erfinder oder Agenten fortgesetzt vertrieben werden, nachdem sie sachgemäß geprüft und öffentlich als unwirksam bezeichnet worden sind, machen auch bei uns einen beträchtlichen Teil der Arbeiten der amtlichen Stellen aus. Auffallende Unkenntnis beim Erfinder über den Schädling und seine Nährpflanze ist für viele Interessenten kein Grund, einer Erfindung zu mißtrauen. Bei Einführung biologischer Faktoren in die Bekämpfung wäre dieser Sorte von Erfindern doch wohl das nötige Ausgangsmaterial für ihre Heilmittel und Anpreisungen entzogen. Die Bevölkerung hätte einen doppelten Vorteil; sie würde direkt Geld sparen, und die Versuchsstationen könnten viel Zeit, die jetzt mit Aufklärungsversuchen verloren wird, der Ausbildung von wirksamen Methoden widmen.

Welche Aussichten hat die „biologische“ Bekämpfungsmethode?

Die Ansichten darüber haben sich innerhalb der neunziger Jahre sehr geändert. Schon vor Beginn dieses Jahrzehntes waren Studien und Versuche ausgeführt worden, die zu Hoffnungen berechtigten. Anfangs der neunziger Jahre steigerte sich infolgedessen die Tätigkeit; ihr schnelles Abflauen hängt dann wesentlich zusammen mit dem Mißlingen zahlreicher Versuche zur Bekämpfung der Nonnenkalamität, denen einige aus „schlaffsuchtkranken“ Raupen gezüchteten Bakterien zur Grundlage dienten. Diese Versuche sind zum Teil nicht exakt angestellt worden (vgl. die Kritik von TUBEUF 1893), außerdem ist es so gut wie erwiesen, daß die Bakterien, welche man als Erreger betrachtete, tatsächlich solche nicht sind (BR. WAHL 1909). Das gleiche negative Ergebnis hat man bei Erforschung schlaffsuchtartiger Erscheinungen bei anderen Raupen, denen von Sericaria mori, bekommen. (Vgl. hierzu sowie zur älteren biologischen Bekämpfung überhaupt SCHWANGART 1909, 4.) Im übrigen sind eine stattliche Zahl positiver Ergebnisse an verschiedenartigen Schädlingen in jener Periode des Interesses, insbesondere bei Verwendung pathogener Mikroorganismen, veröffentlicht, nur sind sie nicht in die Praxis übertragen worden, und die Versuchsansteller haben sich dann davon abgewandt. Wer die Verhältnisse im Versuchswesen kennt, wird daraus nicht auf eine Unwirksamkeit der betreffenden Krankheitserreger im großen schließen. Die Versuche wurden naturgemäß meist nach Ausbruch von Kalamitäten angestellt, um diese zu bekämpfen. Die Uebertragung der wirksamsten Mittel in die Praxis erfordert, sofern die Mittel auf neuen Grundlagen ruhen, unter allen Umständen Zeit und ruhiges, selbständiges Experimentieren. Die Vorbedingungen für beides waren in derartigen Epochen den in der Praxis stehenden Beamten nicht gegeben.

Gegenwärtig konzentrieren sich die Arbeiten unserer Versuchsstationen vollständig auf das Ausprobieren von Chemikalien, Fang- und Vernichtungsapparaten. Den pathogenen Lebewesen gegenüber hat allgemeiner Pessimismus Platz gegriffen. Freunde solcher Versuche findet man eher unter den Praktikern, und ich will nicht verfehlen, hier der jahrelangen Bemühungen des Amtsgerichtsrates GESCHER-Trarbach zu gedenken, der das Interesse an Versuchen mit Schmarotzerinsekten zu wecken suchte, sowie des jüngst verstorbenen Gutsbesitzers SCHREIECK-Klingenmünster, der als ein Gegner der chemischen Bekämpfung die Rückkehr zur mechanischen empfahl, aber auch für die „Methoden der Zukunft“ lebhaftes Interesse hatte. Doch fehlten in solchen Fällen begreiflicherweise die Vorbedingungen zur Versuchsanstellung. So hat CZÉH vergeblich Coccinelliden zur Bekämpfung des Traubenwurmes in den Rheingauer Weinbergen einzubürgern versucht; die Tiere gingen eben immer wieder ihrer hauptsächlichen Nahrung, den Pflanzenläusen, nach.

Die ungeahnten Fortschritte in der Erforschung der pathogenen Mikroorganismen, insbesondere die Arbeiten der Zoologen über Sporozoen als Seuchenerreger bei Raupen und anderen Insekten, im letzten Jahrzehnt, haben an der herrschenden Auffassung nichts geändert. Ausnehmen muß man allerdings Nordamerika, wo man sogar zur Schaffung einer Parasitenstation, — die sich indessen nur mit der Einbürgerung von Schmarotzerinsekten beschäftigt —, geschritten ist (vgl. HEYMONS, REH 1910, HOWARD). Die Veröffentlichungen des „Department of Agriculture" beweisen übrigens, daß die dortigen Institute den Parasiten andauernd mehr Aufmerksamkeit geschenkt haben. Auch in Oesterreich beschäftigt man sich wieder mit den Krankheitserregern der Nonne (WAHL, l. c.).

Ich habe im ersten Abschnitte dieser Arbeit schon Belege gebracht für das geringe Zutrauen in Deutschland und Frankreich zur Befähigung wichtiger Nützlinge an sich. Bei Versuchen mit solchen steht man vielfach auf dem aprioristischen Standpunkte, man könne natürliche Faktoren nicht unterstützen, in der Natur vorhandene Hindernisse nicht beseitigen; man unterscheidet nicht nach Fällen, sondern beruft sich ganz allgemein auf die zu große Kompliziertheit der Naturvorgänge.

Allenfalls wird insoweit spezialisiert, als die Unberechenbarkeit der meteorologischen Faktoren und die ausschlaggebende Rolle der Prädisposition beim Auftreten von Infektionskrankheiten, die der „sekundären Schmarotzer" bei Schlupfwespen und Raupenfliegen herangezogen wird. Wir haben die verhängnisvolle Einwirkung der Witterung auf die chemische Bekämpfung an Beispielen kennen gelernt —, und die Rolle der Prädisposition ist bekanntlich bei verschiedenen Krankheiten eine sehr ungleiche. Es genügt ein Hinweis auf die Seuchen des Menschen: Während wir mit manchen ständig zusammenleben, bedeutet die Einschleppung anderer stets eine Ansteckungsgefahr für viele Individuen, und ihr Wiedererscheinen hängt augenscheinlich mehr von der Ueberwindung natürlicher oder künstlich gesetzter mechanischer Hindernisse oder chemischer Maßnahmen gegen die Krankheitserreger ab. Wie sehr die Neigung zur Ueberschätzung der Prädisposition besteht, ersieht man z. B. aus der Polemik E. VERSONS gegen E. FISCHER „Ueber die Ursachen der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten".

Und bei den parasitischen Insekten sind es auch nicht immer unberechenbare Einflüsse wie die sekundären Schmarotzer, die am Mißlingen praktischer Versuche die Schuld tragen. Die Schuld kann z. B. in unserem eigenen Vorgehen im landwirtschaftlichen Betriebe gelegen sein und sich demgemäß auch beseitigen lassen. So wird das Gedeihen vieler in der Erde sich verpuppender Insekten, z. B. der Tachiniden, die sonst einer Schädlingskalamität in der Regel

ein Ende machen helfen, unter Umständen durch die Bodenbearbeitung beeinträchtigt. Dieser Fall kann gerade im Weinbau vorliegen, wo der Boden besonders gründlich bearbeitet wird und die Tachinen in der Krankheitsgeschichte gewisser Schädlinge eine hervorragende Rolle spielen, und da soeben wieder eine Tachinose bei Oenophthira pilleriana auftritt, bin ich mit Untersuchungen in dieser Richtung beschäftigt. — Uebrigens wird stillschweigend meist nur mit der Vermehrung einheimischer Schmarotzerinsekten gerechnet, an der man sich früher immer versucht hat. Den grundverschiedenen Vorbedingungen beim Import anderwärts wirksamer Parasiten wird nicht Rechnung getragen.

Nehmen wir ein Beispiel für die gegenwärtige Stimmung aus dem Weinbau, das die uns am nächsten stehende Angelegenheit betrifft. DEWITZ (1907) sagt im Abschnitt über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf den Traubenwickler über die Pilze: „Auch die Pilze können in Weinbergen die Raupen und besonders die Puppen im Winter befallen und ihr Absterben bewirken. Es wäre aber ein unnützes Beginnen, wenn man diese Pilze künstlich kultivieren und ihre Sporen in den Weinbergen ausstreuen wollte, wie wohl anempfohlen worden ist. Die Sporen der Pilze befinden sich überall im Weinberge; was aber zu einer starken Ausbreitung fehlt, sind Feuchtigkeit der Atmosphäre und Wärme. Diese in die Weinberge zu tragen, ist aber menschlicher Kunst bisher nicht gelungen.“ Auf Versuche mit Organismen aller Art bezieht sich der Satz: „Man gebe sich daher nicht der Hoffnung hin, die Traubenwickler mit Hilfe der Parasiten, tierischer oder pflanzlicher, zu vernichten. Wäre dieses ausführbar, so wäre solches auch ohne Zutun des Menschen durch die Natur bereits geschehen. Die Traubenwicklerarten würden schon längst verschwunden sein und zu den ausgestorbenen Tieren gehören.“ DEWITZ verallgemeinert hier die Erfahrungen, welche von LABORDE nach früheren Hoffnung erweckenden Versuchen von SEAUVAGAU und PERRAUD mit einer Pilzart (Isaria farinosa) unter Zugrundelegung einer Versuchsanordnung gemacht wurden und dehnt sie auf alle Mikroorganismen und alle Arten der Versuchsanstellung aus. Es wird von vornherein nicht berücksichtigt, daß es Pilze von geringerem Feuchtigkeitsbedürfnis geben wird — daß man Infektionen nicht nur durch Ausstreuen von Sporen begünstigen kann —, daß man für die Kultur eines Feuchtigkeit liebenden Pilzes nicht immer die heiße Sommerszeit zu wählen braucht — daß man unter Umständen auch auf andere Weise einen natürlichen Nährboden feucht halten kann, als indem man die Feuchtigkeit in die Umgebung „hineinträgt“. — Ein anderes Beispiel: wenn man sich Versuchen im Weinberg gegenüber auf die mißlungene Nonnenbekämpfung beruft. Man übersieht dabei schon die hohe Bedeutung der Verschiedenheit der Kulturen, die geschützt werden sollen. Während Infektionsversuche an Bäumen infolge der Unzugänglichkeit der Nährpflanzen

immer großen Schwierigkeiten begegnen werden, stellt im Gegensatz dazu der Weinstock eine ideale Versuchspflanze dar, da man ihn und alle seine Organe mit Leichtigkeit behandeln und kontrollieren, ja zu Versuchen unter normalen Verhältnissen in kleinen Räumlichkeiten halten kann.

Als Entgegnung auf die Einschätzung aller Arten von natürlichen Bekämpfungsfaktoren seitens DEWITZ und insbesondere auf seinen Schlußsatz, wonach der Beweis für deren Verwendbarkeit dadurch erbracht sein müßte, daß die „Traubenwickler längst zu den ausgestorbenen Tieren gehörten“, zitiere ich am besten GIARD (1893). Er sagt in einem Abschnitte seiner Abhandlung über Isaria densa FRIES, betitelt „Antwort auf einige Fragen“: „Warum hat Isaria nicht schon, seitdem sie existiert, den Engerling und damit den Maikäfer vernichtet? So bizarr diese Frage einem Naturwissenschaftler erscheinen mag, sie ist doch wiederholt an mich gerichtet worden. Wenn M. REISET eine Menge mumifizierter Engerlinge 1867 in der Normandie gefunden hat, wie kommt es, daß es noch Engerlinge in der Normandie gibt? Man könnte gerade so gut fragen, warum es noch Engländer in London gibt, trotz der Pest von 1665. Es ist gewiß, daß sich in der Natur mit der Zeit das Gleichgewicht zwischen dem Insekt und seinem Schmarotzer wieder herstellen wird, sofern die Dinge sich überlassen bleiben. Ganz anders aber, wenn der Mensch sich eifrig bemüht, den letzteren zu begünstigen, mit dem gleichen Eifer, mit dem er seine eigenen Feinde bekämpft, die seuchenerregenden Mikroben. Wenn man jedes Jahr, zur richtigen Zeit, die Felder von neuem reichlich mit Sporen beschickt, dann wird man wirken wie in der Zeit der großen Seuchen die erkrankten Einwanderer gewirkt haben, die den Seuchenherd in den großen Städten immer neu belebten. Man wird dann das Höchste erzielen, was zu erzielen ist, nämlich den Schädling dauernd auf dem Tiefstand seiner Wirksamkeit zu erhalten.“ An der Richtigkeit dieser Sätze des großen Biologen ändert der schließliche Mißerfolg, der gerade den Versuchen mit dieser Isaria beschieden war, nicht das geringste. Wir können schließen, daß auch dieser Mißerfolg mit einer Besonderheit zusammenhing, in dem Falle mit einer beim Schädling. Nach meinen Untersuchungen sind normalerweise unterirdisch lebende Insekten der Verpilzung weit weniger ausgesetzt als an der Luft lebende, die künstlich in den Boden gebracht werden. Ich habe eine solche bei im Mulm der Stöcke und Pfosten lebenden Cerambycidenlarven, in der Erde lebenden Käferlarven (Drahtwürmern), Tausendfüßen u. a., wenn die in der Nähe befindlichen Wicklerpuppen, Schildläuse etc. ganz überwuchert waren, bei Anwesenheit der als pathogen betrachteten Pilze nicht eintreten sehen.

Ich möchte hier wiederholen (aus 10, 5), daß schon die Summe der Zeit, welche GIARD und andere Forscher in jener, den biologischen Versuchen günstigen

Epoche mit der Lösung dieser Probleme zubrachten, verhältnismäßig kurz war. Meines Erachtens ist es wohl möglich, daß auch wir darin nicht bis ans Ziel unserer Wünsche kommen, kaum aber, daß die Aufgabe dauernd ungelöst bleibt. Vor allem gilt es, die gleiche Beharrlichkeit zu entfalten, mit der man seit Jahren im Ausbau der weit weniger auswahlreichen chemischen Bekämpfung verfährt.

Es ist speziell in unserem Weinbau auch möglich — wie schon gesagt wurde — daß wir durch die chemische Oidium- und Peronosporabekämpfung dauernd an der biologischen Sommerbekämpfung verhindert werden, damit wären unter Umständen die Aussichten für diesen einen Fall künstlich herabgesetzt. Eine weitere Erschwerung, speziell für die Sommerbekämpfung mit Hilfe von Mikroorganismen kann sich aus einer Eigentümlichkeit der beiden Wicklerarten ergeben. Die Eier werden bekanntlich von beiden einzeln und getrennt abgelegt, die Raupen halten sich ebenfalls möglichst getrennt, man findet selten zwei in einer Beere, auch bei starkem Befall [1]. Es kann sich so unter Umständen ein für den Schädling hygienisch günstiger Zustand erhalten. Schon aus dem Grunde scheint es mir angezeigt, mit Krankheitserregern Versuche zu machen, die auch „erblich" übertragen werden, wie das weiterhin zu erwähnende Nosema bombycis NAEG.

Außer den schon erwähnten Infektionsversuchen mit Isaria farinosa durch Aufspritzen von Sporenmaterial auf die Reben (SEAUVAGEAU und PERRAUD LABORDE) zur Vernichtung des Traubenwicklers sind im Weinbau solche gegen Haltica ampelophaga angestellt worden, von VANOY und CONTE noch 1904, und zwar mit Botrytis bassiana DE BARY, dem Erreger des „Kalkbrandes" bei der Seitenraupe. Sporen aus infizierten Raupen wurden auf die Weinstöcke gebracht, die Infektion gelang, die befallenen Käfer gingen zugrunde. Die Autoren empfehlen die Verwendung für Gegenden, wo kein Seidenbau besteht. Gegen den gleichen Schädling meldete Erfolge L. TRABUT (1898), der den Pilz Sporotrichum globuliferum verwendete. Die Wirkung wird als verheerend geschildert. Keiner dieser Versuche hat anscheinend weiter Berücksichtigung gefunden.

Nach meinem Amtsantritt in Neustadt (1907) begann ich sofort mit Versuchen, den Traubenwickler und den Laubwurm (Oenophthira pilleriana) mit Nosema bombycis NAEG., dem Erreger der Pébrine bei der Seidenraupe, zu infizieren. Die Versuche wurden infolge Ueberhandnehmens von chemischen

1) Für diese Arten gilt, was HENNEGUY von der Eiablage der Mikrolepidopteren sagt: „. . la plupart des Microlépidopteres, qui ne déposent qu'un œuf dans une fleur ou sur une feuille". Auch die Neigung zu einsiedlerischem Leben der Raupen haben die beiden Arten mit der Mehrzahl der Wickler gemein. „In der Regel lebt jede Raupe für sich allein, nur wenige Arten finden sich in kleinen Gesellschaften" (KENNEL).

Bekämpfungsarbeiten abgebrochen, eine exakte Durchführung erschien danach nicht möglich.

Wenn es ermöglicht wird, daß sich wissenschaftliche Anstalten im Weinbau künftig solchen Arbeiten konsequent widmen können, haben wir das vor allem dem Eintreten von Praktikern zu danken. Ich nenne hier als die, welche bei uns zuerst Vertrauen in die Sache setzten, Herrn Kommerzienrat O. MEUSCHEL-Buchbrunn und Herrn Gutsbesitzer K. N. RASSIGA-Maikammer. Auf dem Gelände des Herrn RASSIGA wurden Insektenhäuser zur Erforschung der Tachinen von Oenophthira pilleriana errichtet, inmitten eines „Tachinenherdes" (vgl. Fig. 2), auf eine Anregung durch Kommerzienrat O. MEUSCHEL wurde der Botaniker der Lehranstalt Veitshöchheim, Herr Dr. GERNECK, angewiesen, im Benehmen mit uns Infektionsversuche anzustellen, es wurde zu diesem Zwecke ein staatliches Laboratorium dort errichtet (Herbst 1909).

Im vergangenen Herbste konnte nicht viel mehr gemacht werden, die Verpuppung des Schädlings war zu weit vorgeschritten. Ich erwähne die ersten Versuchsergebnisse nur kurz, da sie noch keine große Bedeutung haben. GERNECK berichtete, daß sich von mehreren als pathogen betrachteten Pilzen Botrytis bassiana (aus künstlicher Kultur) im Laboratorium auf Conchylis ambiguella übertragbar erwiesen habe. Ich stellte mit dem gleichen Pilze (Ausgangsmaterial ein von VERSON-Padua bezogener Kadaver von S. mori) Versuche an Pieris brassicae L. an. Bei größeren Exemplaren wurde mit der Nadel eine leichte Brandwunde an der Haut der Raupe gesetzt und das Sporenmaterial aufgetragen. Die Raupen (4 Stück) gingen unter den charakteristischen Symptomen ein und erwiesen sich als infiziert. Bei einigen jüngeren Räupchen geschah dies dann durch einfaches Bestreichen mit dem befeuchteten Sporenmaterial. Interessieren dürfte, daß es nicht gelang, die mit den Raupen zusammen auf Kohl lebenden Larven zweier Syrphidenarten zu infizieren, auch durch Hautverletzungen nicht. Diese Larven spielen bekanntlich eine wichtige Rolle bei der Blattlausvertilgung. Umgekehrt hat GERNECK mit Uebertragungsversuchen von Empusa muscae die nach PLAUT (1903) an Syrphiden geht, auf die Raupe von Conchylis ambiguella keinen Erfolg gehabt. (Was wir erwarteten, denn sonst müßte man diesen allgemein auf Fliegen verbreiteten Pilz doch auch im Freien zuweilen auf Conchylis ambiguella finden.)

Weit größere Bedeutung als diese kleinen Vorversuche hat das Ergebnis einer bereits im großen durchgeführten Maßnahme, die nach der allgemein herrschenden Anschauung über die Lebensweise der Pilze, die dabei im Spiel waren — eine Isariaart —, unter die „Biologische Bekämpfung" eingereiht werden muß. Ich möchte dabei gleich eingangs betonen, daß trotz dieser Anschauungen, welche diesen Pilzen eine energische pathogene Wirkung

zuschreiben, doch eine wichtige Aufgabe in dem erneuten, möglichst exakten Nachweis der Pathogenität besteht. Eine sichere Unterscheidung von Saprophyten und Parasiten ist bei den Hyphomyceten bekanntlich besonders schwer; eine Verwechslung war wohl oft schon die Ursache der Klagen über die „Unzuverlässigkeit der natürlichen Bekämpfungsfaktoren“.

Ueber die mörderische Wirkung der Isaria-Cordycepsarten auf die von ihnen besiedelten Insekten sind auf Grund der Untersugungen DE BARYs die Vertreter der theoretischen und der angewandten Botanik anscheinend einig. So sagt ZOPF über die Gruppe im allgemeinen: „Sie haben von jeher besondere Aufmerksamkeit auf sich gezogen dadurch, daß sie der Mehrzahl nach als Parasiten in zahlreichen Insekten auftreten und diese oft in großem Maßstabe abtöten“. Ueber die auf dem Traubenwickler festgestellte Art „I. farinosa“, die er unter Cordyceps militaris (L) stellt — die Artunterscheidung in dieser Gruppe ist noch mangelhaft und scheint auch für Botaniker schwierig zu sein — sagt er dann: „Bringt man Konidien dieser Form auf Wolfsmilchraupen, so keimen sie aus, dringen aber nicht direkt durch die Chitinhaut in den Körper sondern nehmen ihren Weg durch die Stigmata in die Tracheen [1]), um erst nach Durchbohrung der Tracheenwände in das Körperinnere vorzudringen. Hier findet dann ebenfalls Bildung zylindrischer Konidien und reiche Sprossung der letzteren statt, bis der Tod erfolgt.“ Der Bakteriologe PLAUT sagt (1903): Sie „befallen die lebenden Insekten . . . ., töten sie durch Mycelentwicklung und machen ihre Weiterentwicklung als Saprophyten auf den Kadavern dieser Tiere“. — LÜSTNER (BABO und MACH 1910), als Vertreter der angewandten Botanik, erklärt ebenfalls, daß Isaria farinosa, welche in allen Stadien der Schädlinge vorkomme, diese „befällt und tötet“. — Ich komme zur Schilderung der Maßnahmen, durch die derartige Pilze in das Bereich meiner Versuche gebracht worden sind.

Man hat schon frühzeitig Versuche angestellt über den Einfluß abnormer äußerer Verhältnisse auf den Traubenwickler. Den Anstoß zu den folgenden hat vielleicht die in der Bevölkerung immer wieder auftauchende irrige Behauptung gegeben, daß der „Sauerwurm“ sich normalerweise zuweilen oder vorwiegend in der Erde verpuppe. Verbreitet ist die auf diese Behauptung gestützte Annahme, die künstlichen Düngemittel begünstigten das Gedeihen des Schädlings und trügen die Schuld an der ganzen Kalamität.

Jedenfalls sind eine ganze Reihe Laboratoriumsversuche angestellt worden, um zu sehen, wie sich die Puppen bei Bedeckung mit Erde verhalten. DEWITZ (1909) hat nach Bekanntwerden meines noch zu besprechenden Ergebnisses eine Uebersicht solcher Versuche, insbesondere von französischen Landwirten angestellter,

1) Es wird neuerdings Eindringen von pathogenen Pilzen durch die Porenkanäle der Chitincuticula angegeben (MIRANDE).

gegeben. Von Versuchen in Deutschland füge ich hinzu die von MORITZ (nach brieflicher Auskunft) und die von ZSCHOKKE (in der Pfalz). Die Versuchsansteller gelangten zu keinem einigen Ergebnis. Bei MORITZ z. B. starben erst die ausgeschlüpften Imagines, da sie den Boden nicht verlassen konnten, bei ZSCHOKKE trat Absterben der Puppen ein. Die Versuche ZSCHOKKES wurden unter möglichst natürlichen, d. h. den Witterungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen Rechnung tragenden Bedingungen angestellt. Soweit ich sehe, hat es sich bei alledem um Versuche kleinen Stils, meist um Laboratoriumsversuche gehandelt, wobei als Behälter für die Tiere Blumentöpfe u. dgl. verwendet wurden. Die Ungleichmäßigkeit der Ergebnisse hängt da wohl meistens mit den verschiedenartigen bei der Versuchsanordnung gebotenen Vorbedingungen zusammen. Bei der Betrachtung der weiterhin zu beschreibenden vergleichenden Versuche in der Pfalz und in Franken werden wir auch zu der Vermutung gedrängt, es möge hier und da die eigentliche Ursache des Absterbens, der Krankheitserreger, gefehlt haben. Auf der anderen Seite sind schon der Darstellung von DEWITZ Beispiele davon zu entnehmen, daß zuweilen an die Schaffung von Kautelen gegen das Vordringen schädigender Organismen aus den zur Aufzucht bestimmten Räumen zu den Raupen ebensowenig gedacht wurde wie an die Ausschaltung irgendwelcher aus dem Freien mitgebrachten Feinde.

Zu meinen Versuchen von größerem Umfange wurde ich zuerst durch Schlüsse aus einer Beobachtung angeregt, die sich indessen nach weiteren Erfahrungen als nicht zutreffend erwiesen — im Gegensatze zu dem der Beobachtung entlehnten Verfahren. In einem Berichte über „Biologische Beobachtungen und Untersuchungen in der Zeit vom Sommer 1907 bis zum Herbst 1908", der zur Aufnahme in einen Jahresbericht unserer Anstalt bestimmt war, aber bis zu deren Ausbau zurückgestellt wurde, sage ich über das „Decken der Reben in Franken": „Obgleich ... die Puppen beider Arten unter normalen Verhältnissen in unserer Gegend in nahe dem Boden gelegenen ... Verstecken den Winter gut überdauern, bleibt es doch beachtungswert, daß der Wurm in vielen Gegenden Frankens, wo die Gewohnheit herrscht, die Stöcke im Winter niederzulegen und mit Erde zu bedecken, wenig Schaden anrichtet; es bedarf besonderer Untersuchungen, um festzustellen, ob die Seltenheit des Schädlings dort mit dem genannten Verfahren zusammenhängt, vorher sollte jedenfalls nicht davon abgegangen werden." (Das Eindecken der Reben geschieht in diesen Gegenden nicht als Mittel zur Wurmbekämpfung, sondern als solches gegen Frostgefahr; da es sich als solches unnötig erwiesen hat, geht man allmählich davon ab.) Durch nähere Bekanntschaft mit der Art, wie es dort durchgeführt wird, habe ich mich dann überzeugt, daß davon der Vorteil dem Wurme gegenüber nicht herrühren konnte, denn meistens läßt man das alte Holz aus der Erde hervorragen, während die

Triebe, an denen keine Puppen sind, vergraben werden. Und die Pfähle, an denen dort die meisten Puppen sitzen, werden in keiner Weise rationell behandelt. Endlich hat zur Bestätigung dieser Ansicht Conchylis ambiguella, seit jener Bericht geschrieben wurde, in fränkischen Gemarkungen, wo in der Weise verfahren wird, rapid zugenommen. — Ich ging schließlich bei meinem Versuche nur mehr von der Erwartung aus, daß eine radikale Veränderung des Milieus, wie sie für die Puppen durch Eindecken des alten Holzes erreicht würde, schädigenden Faktoren irgendwelcher Art Einfluß verschaffen müsse.

Die Beobachtung, daß der Traubenwickler „in Franken wohl vorkommt, aber wenig bekannt ist“, hatte auch DERN (1908) auf den Gedanken gebracht, daß dies „mit anderen Kulturverhältnissen zusammenhängen könne“, und er empfiehlt „eingehende Studien, die vielleicht zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes wertvolle Fingerzeige geben werden“. Unter den Faktoren, die in Betracht kommen könnten, zählt er auch das Eindecken auf und die Gewohnheit, die Pfähle im Winter mit der Spitze nach oben zusammenzustellen. Herr Landesökonomierat DERN hat demgemäß nach Bekanntwerden meines Versuches die Durchführung des Verfahrens im großen lebhaft gefördert. Direkt empfohlen haben das in Franken übliche Verfahren C. KELLER (nach DEWITZ), FR. W. KOCH (1898) und neuerdings MOLZ, der in einer kurzen bisher von mir übersehenen Notiz (1908), die auf Gepflogenheiten in Rheinhessen hinweist, auch direkt Isaria farinosa an dem Absterben die Schuld gibt: „Ich stehe nicht an, diesem Verfahren im Verein mit der frühen Lese, wobei eine Unmenge Sauerwürmer in der Maische ihren Tod finden, das relativ schwache Auftreten dieses Schädlings in dem dem Rheingau so benachbarten Rheinhessen zuzuschreiben“. Brieflich teilt mir Herr Dr. MOLZ mit, daß er privatim mit der Methode „den besten Erfolg hatte“. Nach DEWITZ (1909) war das Eindecken — vermutlich in ähnlicher Weise wie in Franken etc. — lokal zur Bekämpfung des Laubwurmes üblich. Alle Autoren folgern aus Gepflogenheiten in verschiedenen Gegenden wie auch ich das anfangs in unzutreffender Weise getan habe. Infolgedessen kommt auch LÜSTNER (in BABO und MACH, 1910) zu dem Ergebnis, durch seine Erfahrungen in Württemberg, wie ich durch meine in Franken: „ . . . . . für Württemberg hat sie sich“ (die Ansicht von der Wirksamkeit des dort üblichen Eindeckens) „als irrig erwiesen, denn hier hat der Schädling, namentlich in den letzten Jahren, stark überhand genommen“. Zu einer Meinungsänderung im entgegengesetzten Sinne neigt DEWITZ. 1907 faßt er seine Erfahrungen über dieses ihm „nur aus Frankreich bekannte Kulturverfahren“ dahin zusammen, daß es „die Schlupfwinkel der Würmer beträchtlich vermindere, so daß sich die meisten Puppen an den Pfählen befinden“. Er schreibt ihm also nur eine indirekte Wirkung zu, und da er diese niedrig einschätzt, übergeht er das Verfahren bei

der „Beurteilung der verschiedenen Bekämpfungsverfahren“ vollständig. Seine schon erwähnte Literaturübersicht 1909, nach meinem Bekämpfungsversuche, beschließt er dagegen mit den Worten: „Das Zudecken der Reben scheint wirksam zu sein. Seines speziellen Charakters wegen würde ein solches Verfahren aber wohl auf gewisse Grenzen beschränkt bleiben und kein Universalmittel gegen Sauerwurm abgeben. Die Pfähle bedürfen schließlich einer besonderen Berücksichtigung.“

Eine Entscheidung vor der Oeffentlichkeit durch exakte Versuche war bis zu meinem Vorgehen unterblieben. DERN hat in diesem Sinne mit Recht die von mir 1908 angestellten Versuche als erstmalige bezeichnet (1909).

Andererseits besteht auch schon eine Literatur über Pfahlbehandlung gegen den Traubenwickler. Es hat sich dabei aber immer um eine solche mit Chemikalien, Hitze (Wasserdampf), Ersatz der Holzpfähle durch eiserne, alles teuere und mühselige Verfahren, die eine eigene Art der Behandlung für die Pfähle neben der der Weinstöcke verlangen, und sich nicht haben einführen lassen, gehandelt. Eine Behandlung von Stöcken und Pfählen nach dem gleichen Prinzip, wie wir sie anstreben, habe ich nirgends gefunden.

Mein erster Versuch mit dem **Decken der Reben** nahm folgenden Verlauf. Ich ließ im November 1908 in der Lage „Neustadter Berg“ sämtliche Stöcke einer Weinbergsterasse niederlegen und Stämme und Schenkel, die Teile, an denen die Puppen leben, mit Erde überdecken. Dabei wurde sehr gründlich verfahren, wie das bei erstmaligen Versuchen ja notwendig ist, um ein einheitliches und unzweideutiges Ergebnis zu bekommen, und es kamen in dem Bestreben, ja alles alte Holz in die Erde zu bringen, hier und da auch Triebe mit hinein. Der Weinberg wurde in dem Zustande belassen bis zum 18. März 1909. Die Untersuchung ergab: Sämtliche Puppen von beiden Arten des Wicklers, die zutage kamen, waren abgestorben, während in den Nachbarweinbergen zahlreiche lebende gefunden wurden. Wo Triebe mit in die Erde gekommen waren, hatten die Augen zum Teil gelitten. Die allermeisten toten Puppen waren mit einer Schicht weißen, filzigen Schimmels überzogen. Einige Spinnen dagegen, sowie ein überwinternder Laubwurm, kamen lebend zum Vorschein. ZSCHOKKE fand bei seinem oben erwähnten Versuch mit der Aufzucht von Puppen in Erde, daß Schlupfwespenpuppen aus dem Traubenwickler dort leben blieben, wenn der Schädling selbst zugrunde ging. Ich kann auch dies aus meiner Erfahrung bestätigen, wenigstens an der schon genannten Caenacis parviclava THOMS. In einem vereinzelten Falle, wo Larven dieser Art in Gefangenschaft verpilzt waren, waren sie bestimmt vorher schon abgestorben. Daß Tiere, die ständig in Mulm oder Erde leben, gegen diesen Pilz widerstandsfähig sind, habe ich erwähnt. Das Versuchsergebnis wurde in den

Grundzügen auf der Generalversammlung des Deutschen Weinbauvereins 1909 bekannt gegeben.

Die Pilze, die hier an den mit Erde bedeckten Stellen mächtig überhand genommen hatten, gehören zu den als pathogen für Arthropoden bekannten Cordyceps-artigen Formen. Sie zeigten auf den Puppen regelmäßig den „Isariatyp“, der früher wegen seiner Konidienfruktifikation von der Schlauchfrüchte produzierenden Gattung Cordyceps getrennt wurde, bis man beide Arten der Fruchtbildung am gleichen Objekte festgestellt hat.

Man findet diese Pilze auch sonst bei uns im Winter unter der Rinde der Stöcke an abgestorbenen Puppen, nur sind sie dann weit weniger verbreitet. Bei feuchtem Wetter steigert sich ihr Wachstum. Bei der Kontrolle des Versuches lag natürlich ein Zusammenhang zwischen Pilzvegetation und Ergebnis sofort nahe.

Im vorstehenden Falle zeigen also die auf Insekten wachsenden Pilze stets Konidienfruktifikation. Die Konidienträger sprossen entweder aus einem reich verzweigten lockeren Fädengewirr einzeln hervor (Fig. 7) oder sie treten zusammen und es werden lange „Konidienbündel“, „Coremien“, gebildet (Fig. 8). Diese Bündel waren bei den beobachteten Fällen nicht basal verjüngt, sie saßen mit breiter Basis auf. Die Mycelfäden sind sehr fein, die Konidien außerordentlich klein (vgl. die Vergr. bei Fig. 11), sie sind gedrungen eiförmig. Auf den Konidienträgern bilden sie lange Ketten.

Bei der Verzweigung können sich die Aestchen an den Konidienträgern direkt gegenüberstehen („wirtelig“), sie können auch auf verschiedenen Seiten abwechselnd hervorsprossen (siehe die stärker vergr. Figuren) („traubig“). Die Abschnürung der Konidien findet in basipetaler Richtung statt. Sie hängen, besonders deutlich die basalen, durch einen feinen, langen Verbindungsfaden zusammen.

Ueber den Aufbau der Fruchtstände ist zu sagen: Die Konidienketten entspringen distal zugespitzten (in den Zwischenfaden auslaufenden) spindelförmigen Basidien. Diese können entweder dem Ende eines Seitenästchens der Trägerachse direkt aufsitzen oder es sind noch Glieder von lang-zylindrischer bis lang-spindeliger Form als Zweige zweiter Ordnung eingeschaltet (vgl. Fig. 11 die größeren und die kleineren Fruchtstände). Trägt ein Zweig mehrere Basidien, so entspringen diese gemeinsam doldenartig am Zweigende, ebenso die Zweige zweiter Ordnung am Seitenast der Achse. Es kommt auch vor, daß ein Zweig zweiter Ordnung nur eine Basidie trägt. Größere Fruchtstände pflegen die kompliziertere, kleinere die einfachere Anordnung zu zeigen. Die Komplikation tritt also vielleicht mit fortschreitender Entwicklung ein.

Mit DELAFIELDschem Hämatoxylin, das sich unter den von mir angewendeten Farbstoffen am besten bewährt hat, färben sich die Basidien wie die Konidien sehr dunkel, und sie bleiben es, wenn auch die übrigen Teile, das Mycel und die Zweige verschiedener Ordnung, reichlich aufgehellt sind.

Der Pilz eignet sich zur Präparation vorzüglich infolge seiner zähen Konsistenz. Es genügt, ihn durch Eintauchen in Alkohol mit Wasser benetzbar zu machen und dann in die Färbflüssigkeit zu bringen. Auch eingetrocknete eignen sich zu Präparaten, da sie ihre Form bis ins einzelne erhalten.

Von bekannteren Abbildungen der „Isaria farinosa“[1]) differiert der Pilz durch die Form der Konidien (oval statt rund), das Vorhandensein des Verbindungsfadens zwischen ihnen, anscheinend auch die regelmäßigere Anordnung der Basidien an den Fruchtständen — sie sitzen dort oft einem Zweige einzeln seitlich auf — und durch den gleichmäßig breiten Aufbau der „Konidienbündel“. (Nach DE BARYS und TULASNES von ZOPF reproduzierter Abbildung müßten sie gestielt sein.)

Das Mycel des Pilzes wurde auch in den Organen von lebenden befallenen Puppen festgestellt. Solche Stellen zeigten im Gewebe Degenerationserscheinungen hohen Grades; die Zellen dort waren tot oder nahe dem Absterben, während benachbarte, von der Pilzwucherung verschonte Gewebsteile sich normal verhielten. Irgendwelche Fruktifikationsbildungen oder andere Fortpflanzungserscheinungen habe ich indessen bis jetzt im Innern nicht festgestellt. — Solche lebende Puppen mit entwickeltem Mycel in einzelnen Teilen sind verhältnismäßig selten. Meistens sind die Puppen tot, wenn einmal ein ausgedehntes Wachstum in ihnen stattfindet. Man möchte erwarten, daß detailliertere mikroskopische Untersuchungen noch Erscheinungen zutage fördern werden, die einer beginnenden Infektion näher stehen als die eben erwähnte innere Mycelbildung; Abschnürung von Konidien an vereinzelten eingewucherten Fäden oder hefeartige Sprossung, wie sie DE BARY aus dem Innern von Raupen abgebildet hat.

Zur genauen Bestimmung der Art wenden wir uns an einem Systematiker auf diesem schwierigen Spezialgebiete.

In Fig. 5, 6 sind befallene Puppen im Cocon und ebensolche nach Entfernung des Cocons dargestellt.

Ich habe auch künstliche Kulturen von diesen Pilzen angelegt. Sie wurden alle aus befallenen Puppen gezüchtet, als Nährboden diente Bouillongelatine. Die Puppen wurden vor Anlage der Kulturen äußerlich mit 96-proz.

1) DE BARY selbst stellt zwei „unsichere Arten auf „I. farinosa (?)“ und „Isaria strigosa (?) Fr.“, die einander sehr ähnlich sind. Für „strigosa“ sind ovale Sporen abgebildet.

Alkohol sterilisiert. Aus einer beschränkten Zahl lebender Puppen, welche hierzu verwendet wurden, habe ich den beschriebenen Pilz nicht erhalten; der Nachweis für das Vorkommen in solchen ist durch die direkte Feststellung des Mycels erbracht. Dagegen erhielt ich durch Kultur aus dem Innern einer lebenden Puppe ein Penicillium, das auch zuweilen aus toten gewonnen wurde; dieser Pilz könnte also gleichfalls pathogen sein -- Fälle von Pathogenität sind ja für Penicillien schon beschrieben worden —, eine Rolle bei dem Absterben der Puppen dürfte er nicht spielen, dafür tritt er im Freien zu sehr hinter dem cordycepsartigen Pilze zurück. Das Penicillium verflüssigt bei vorgeschrittenem Wachstum Gelatine, wie das von Angehörigen dieser Gruppe bekannt ist. Als dritte Form erschien ein Mucor von eminent starkem Wachstum, durch das er Kulturen der anderen Formen, wo er dann meist etwas später auftrat, regelmäßig überwucherte. Auch diesen Mucor findet man vereinzelt im Freien an den Puppen, häufiger an abgestorbenen Raupen; er ist jedenfalls Saprophyt.

Der cordycepsartige Pilz entwickelt sich in Plattenkulturen von den Impfstellen als Zentren aus in schneeweißen, polsterförmigen, mit einem dichten Flaum von Konidienträgern bedeckten Kolonien, die bei ungehemmtem Wachstum nahezu kreisrund sind. Mit der Zeit bildet sich in der Mitte der Kolonie eine Delle und diese nimmt bald eine tief orangerote Färbung an. Fig. 12 veranschaulicht eine solche Platte mit drei Kolonien, die sich in diesem Stadium befinden. So lange die Vertiefung die genannte Farbe hat, ist an Proben, die ihr entnommen werden, keine Konidienbildung zu bemerken, wohl aber, sobald sie von einer dünnen weißen Flaumschicht überwachsen wird, wie das zeitweilig geschieht. Naheliegend ist der Gedanke, daß in dieser orangegelben Sphäre Vorbereitungen zur Bildung von Schlauchfrüchten getroffen werden. Um diese zur Ausbildung zu bringen, müßten wohl Versuche mit anderen, vielleicht mit mehr natürlichen Nährböden gemacht werden, vielleicht erscheinen sie in der warmen Jahreszeit an Sommerpuppen. Einen orangeroten Teil beobachtet man auch im Freien an dem Pilz, wenn er Gelegenheit bekommt, sich besonders stark zu entwickeln; der orangerote Teil war dann in den von mir untersuchten Fällen in der Tiefe gelegen, ein Anzeichen des Beharrens auf einem noch weniger vorgerückten Stadium der Ascusbildung, als bei der Kultur. Auch bei Züchtung auf einer tiefen Gelatineschicht konnte eine Weiterentwicklung zur Schlauchfrucht nicht erzielt werden.

Bei Reagenzglaskultur ist der Pilz an der normalen Ausbreitung nach den Seiten hin gehemmt, er geht deshalb aber doch nicht weiter in die Tiefe, ehe sich nicht durch Verbrauch des Nährmaterials Luft enthaltende Spalten unter ihm zu bilden beginnen. Die Fig. 13 stellt dieses Stadium, also ein scheinbares

Tiefenwachstum, dar. Dieses Verhalten spricht für lebhaftes Sauerstoffbedürfnis. Die Bestätigung dafür bekommt man bei dem Versuch, eine etwas tiefere Stelle im Reagenzglase zu impfen. Es bildet sich dann erst um das der Puppe entnommene Stückchen ein leichter Schleier von Pilzfäden, dann aber stockt das Wachstum dauernd. In 4 cm Tiefe vermag der Pilz nicht mehr zu wachsen. Eine derartige tiefere Impfstelle zeigt auch die Figur. Die Impfung nahe der Oberfläche (ca. 1 cm Tiefe) und an der tieferen Stelle wurde gleichzeitig vorgenommen. An dem nahe dem oberen Rande der Gelatine gelegenen Teil des Pilzes trägt er hier eine Sphäre von zitrongelber Farbe. Ein solcher Ring macht sich bei Plattenkulturen auf der Unterseite der Pilzpolster bemerkbar; ich habe ihn annähernd gleichzeitig mit dem orangelben Zentrum auf der Oberfläche der Kolonien erscheinen sehen, vielleicht ist er auch ein Kennzeichen der herannahenden Ascusbildung.

Auf den offensichtlichen Erfolg meines Versuches mit dem Bedecken der Reben im Winter 1908/9 forderte ich im Herbst 1909 in mehreren Veröffentlichungen in der Tages- und Fachpresse zur Anwendung des Bedeckens der Stöcke mit Erde auf. Von seiten des Herrn Landesökonomierat DERN geschah dies in ausführlicher Weise unter Berufung auf meinen Versuch in mehreren großen Fachzeitungen (1909), und zwar schlug er für das pfälzische Gebiet mit niedriger Drahterziehung statt des Bedeckens das auf der gleichen Grundlage beruhende, für diese Erziehungsart besser geeignete Anhäufeln der Erde an den Stämmen vor. Es gelang ihm, wenigstens die bedeutenderen Besitzer in Deidesheim und Forst von der Notwendigkeit ausgedehnter Bekämpfungsversuche auf dieser Grundlage zu überzeugen.

Parallelversuche wurden in Franken angestellt. Hier konnten die Stöcke gedeckt werden. Die Pfähle, an denen sich dort die meisten Puppen befinden, werden in Pyramiden zusammengestellt oder in einer Art sehr malerischer Hütten untergebracht, wodurch indessen dem Schädling besonders günstige Entwicklungsbedingungen geboten werden. Ich schlug vor, die Pfähle zur Ermöglichung einer einheitlichen und einfachen Behandlung einzeln neben die Stöcke niederzulegen und auf das in der Richtung des Abhanges nach oben gerichtete Ende ein paar Schaufeln Erde zu werfen; Regen und Schnee würden die Erde im Laufe des Winters über den Pfahl herabwaschen und so kämen die Puppen auch dort mit ihr in Berührung. Vollständiges Eingraben der Pfähle war nach Ansicht der Praktiker als Bekämpfungsverfahren zu umständlich, es wurde aber doch versuchsweise, zum Vergleiche der Wirkung mit der des Niederlegens, ausgeführt. Parallelversuche in beiden Landesteilen waren um so wichtiger, weil in der Deidesheimer und Forster Gemarkung Polychrosis botrana vorwiegend, in den fränkischen Gemarkungen Würzburg

und Escherndorf Conchylis ambiguella als Schädling ausschließlich auftrat.

In allen Fällen kam es auch darauf an, zu sehen, ob keine Beschädigungen der Vegetation mit der Methode verbunden seien, wie Frostschäden beim Anhäufeln an den oberflächlich gelegenen Wurzeln — Beschädigung der Augen — der Pfähle durch Fäulnis etc.

Die Leitung der Versuchsanstellung sowie die zahlenmäßige Kontrolle übernahmen in Franken Herr Dr. GERNECK-Veitshöchheim und der Kgl. Weinbauinspektor Herr MATTERN-Würzburg, die zahlenmäßige Kontrolle im pfälzischen Versuchsgebiete Herr Diplomlandwirt HOPF und der Volontärassistent der Kgl. Lehranstalt in Neustadt, Herr MEIER-Edenkoben. Schon vorher hatte die vom Staate autorisierte, aus Interessenten und Fachwissenschaftlern gebildete „Pfälzische Kommission zur Bekämpfung der Rebschädlinge" durch Besichtigung der behandelten Weinberge in Deidesheim ein günstiges Urteil gewonnen.

Ich will die Ergebnisse und meine daraus gewonnenen Anschauungen im folgenden kurz zusammenfassen. Zunächst berichte ich über die Vorgänge in dem pfälzischen Versuchsgelände Deidesheim-Forst. Die behandelte Fläche hatte eine ganz erhebliche Ausdehnung gewonnen, an einem durchschlagenden Enderfolg für den heurigen Herbst ist trotzdem zu zweifeln, weil nicht alle Weinberge gleichmäßig gut behandelt waren, viele kleinere Besitzer gewohnheitsgemäß auch erst „den Erfolg abwarten" wollten und ihre Weinberge unbehandelt gelassen hatten. Zudem wäre bei östlicher Luftstömung, wie sie zur Zeit des Fluges zu herrschen pflegt — der Pflug erreicht seine Höhe an sonnigen Abenden —, ein starker Zuzug von den unbehandelten meilenweiten Rebflächen der Ebene her zu erwarten. Eine maßgebende Kontrolle dagegen war gesichert durch das gründliche Vorgehen mehrerer großer Besitzer (Fig. 1). Nachdem in der ganzen ersten Januarhälfte Tauwetter mit viel Regen, abwechselnd mit intensiver Besonnung (oft Schattentemperaturen bis über 15° C) mit warmen Nächten geherrscht hatte, ergab die Untersuchung am 17. und 22. Januar an den angehäufelten Stöcken schon verschimmelnde Puppen in großer Ueberzahl. Es fiel auf, daß Polychrosis botrana in größerer Zahl befallen war als Conchylis ambiguella. Die Zahl der verpilzten und toten Puppen über der Erde an ungehäufelten Stellen war viel geringer als an Rebteilen unter der Erde. Die vom Pilz verschonten unter der Erde saßen, worauf Landesökonomierat DERN hinwies, zum größen Teil an Stellen der Rinde, unter denen sich größere Lufträume gebildet hatten. In leichten Böden war die Sterblichkeit geringer als in schwereren.

Das frühere Einsetzen des Absterbens im Vergleiche mit dem vorhergehenden Jahre, in dem bei meinem Versuch der größte Teil der Puppen erst in der zweiten Februarhälfte und Anfang März abgestorben war, ist sicher auf Rechnung der wärmeren Witterung im heurigen Winter zu setzen; um so wichtiger ist es, daß das Ergebnis in beiden Jahrgängen das gleiche war. Im letzten Januardrittel trat übrigens auch 1910 Frostwetter ein.

Am 11. März wurde mit dem Aufdecken begonnen, da bei den klimatischen Verhältnissen dieser besonders bevorzugten Gemarkungen nicht länger mit dem Schnitt gewartet werden darf. Eine gemeinsam mit Direktor Dr. A. ZSCHOKKE und Landesökonomierat DERN vorgenommene Besichtigung ergab eine vernichtende Wirkung der Maßnahme. Wo nur irgend ent-entsprechende Nährstoffe im Boden oder an den bedeckten Rebteilen (Puppen, Schildläuse etc.) vorhanden waren, zeigten sich mächtige Pilzpolster. Jetzt war auch ambiguella überall ergriffen, ein Unterschied im Befall zwischen beiden Arten war nicht mehr zu bemerken.

Nach dem Aufräumen fand ein verhältnismäßig schnelles Eintrocknen der Pilze statt. Daraus ließe sich von vornherein auf eine unzuverlässige Wirksamkeit dieses Pilzes im Sommer schließen, und die Widersprüche zwischen den Sommerversuchen von SEAUVAGEAU und PERRAUD und denen von LABORDE fänden schon in dem zufällig herrschenden Witterungscharakter ihre Erklärung. Für Sommerversuche wären danach Cordycepsarten kaum zu verwenden.

Während des Aufräumens in den behandelten Weinbergen wurde, um möglichst genaue Vernichtungsziffern zu erhalten, eine zahlenmäßige Kontrolle vorgenommen. Maßgebend für den Erfolg war nicht der Prozentsatz der Toten und Lebenden in behandelten Weinbergen, sondern der Unterschied in der Sterblichkeit zwischen behandelten und unbehandelten. Denn es wird schon normalerweise jeden Winter ein großer Teil zugrunde gehen, ein Verlust, der durch die Vermehrungsfähigkeit der Ueberlebenden wieder wett gemacht wird. Der Prozentsatz der normalerweise absterbenden ist natürlich von Jahr zu Jahr und im gleichen Winter nach Gegenden verschieden. Es war auch Sorge zu tragen, daß als unbehandelte Kontrollparzelle ein Weinberg gewählt wurde, der seiner Lage und Zusammensetzung nach — insbesondere den in ihm angepflanzten Rebsorten -- den zu untersuchenden behandelten Weinbergen möglichst entsprach. So dürften nicht Sorten miteinander verglichen werden, deren Rinde verschieden entwickelt ist und den Puppen infolgedessen verschieden starken Schutz bieten kann, wie von den landesüblichen etwa Riesling mit Portugieser.

Die vereinzelten Puppen, welche an den über den angehäufelten gelegenen schwächeren Rebteilen saßen, wurden als nicht behandelt nicht mitgezählt, ebenso leere Cocons, von Schlupfwespen zerstörte Puppen, da es galt, ein möglichst reines Bild von der Wirkung des Verfahrens zu bekommen.

Das Kontrollergebnis gestaltete sich folgendermaßen:

	Ueberlebende	Tote	Lebende (Proz.), rund
I. Unbehandeltes Stück (Deidesheim)	224	276	45 Proz.
II. Behandeltes Stück, leichter Boden (Deidesheim)	51	449	10 „
III. Behandeltes Stück, mittlerer Boden (Forst)	19	181	10 „
IV. Behandeltes Stück, schwerer Boden (Forst)	12	188	6 „
V. Nachträglich behandeltes Stück (Anfang März Ruppertsberg)	35	133	21 „

Es ergibt sich daraus ein wesentlicher Einfluß des Verfahrens auf die Sterblichkeit und zweifellos ein weit größerer Dauererfolg, sofern allgemein vorgegangen wird, als bei Anwendung irgendwelcher chemischer Methoden. — Der Erfolg ist auf Böden jeder Qualität zu erzielen, vielleicht sind schwere Böden noch im Vorteil (so hatte es ja auch bei den frühzeitigen Untersuchungen den Anschein, daß dort die Vernichtung schneller einsetzt und nachher zeigte sich, daß der Pilz nach dem Aufdecken länger vegetiert, entsprechend der dauernden Feuchtigkeit). Bei später Behandlung ist der Erfolg unzulänglich. Diese Behandlung wurde auf besonderen Wunsch des Herrn Landesökonomierat DERN vorgenommen; er hoffte, daß dann der Schnitt vor der Behandlung und damit das Aufdecken später erfolgen könnte, so daß der Pilz in der wärmeren Zeit noch fortwirken und eine völlige Vernichtung der Puppen herbeigeführt werden könne.

Die Wirksamkeit des Verfahrens in der Pfalz scheint sich im Rheingau bestätigt zu haben. Kommerzienrat MEUSCHEL erhielt aus seinen dortigen Weinbergen Nachricht über 85—90 Proz. Sterblichkeit. Allerdings brauchten wir zur Sicherheit das Ergebnis aus einer Kontrollparzelle.

Ich wende mich nun den Ergebnissen in Franken zu. Noch im März war bei einer Besichtigung, an der ich teilnahm, in den dortigen, ausschließlich von Conchylis befallenen Versuchsweinbergen keine Verpilzung und kein wesentlicher Unterschied im Absterben zwischen den Puppen in behandeltem und unbehandeltem Gelände zu bemerken. Dieses Ergebnis stand in um so auffallenderem Gegensatze zu dem in der Pfalz, da es sich in Franken durch-

weg um schweren Boden handelte. Zudem blieben die Stöcke resp. Pfähle dort länger zugedeckt als in der Pfalz gehäufelt blieb.

Eine zahlenmäßige Kontrolle wurde in Escherndorf vorgenommen. Sie erstreckte sich nur auf die Pfähle und ergab (nach Dr. GERNECK und MATTERN):

	Lebende
Kontrollparzelle (d. h. Pfähle wie üblich in Haufen beisammen)	28 Proz.
I. Versuch (Pfähle eingegraben)	23 „
II. Versuch (Pfähle in kleinen Häufchen am Boden)	21 „
III. Versuch (Pfähle einzeln am Boden)	14 „

Der charakteristische Pilz war unter einer größeren Zahl mir zugesandter toter und lebender Puppen ein einziges Mal festzustellen.

Bei Feststellung der Differenz zwischen der normalen Ziffer der Ueberlebenden (28 Proz.) und der günstigsten bei Versuch III (14 Proz.) ergibt sich hier meines Erachtens für die Praxis noch immer ein Mißerfolg. (Die relativ hohe Sterblichkeit ohne Behandlung ist natürlich zu begrüßen.)

Zur Erklärung der Differenz bleiben, da die Pilze fehlen, die direkte Einwirkung der Bodenfeuchtigkeit, anderer Bodenorganismen, ja schon die Entziehung der gewohnten günstigen Ueberwinterungsstätten übrig. Andere mitwirkende Faktoren werden in unseren Gesichtskreis gerückt durch eine interessante Feststellung MATTERNS, wonach an leeren Cocons, die bei Ermittlung dieser Zahlen korrekterweise ausgeschaltet waren, im Verhältnis zu lebenden und toten Puppen vorhanden waren: an den zusammengehäuften Pfählen 17,7 Proz. — an den eingegrabenen 15,76 Proz. — an den in kleinen Häufchen zusammengelegten 23 Proz. — an den einzelnen auf den Boden gelegten 67 Proz. (!). — MATTERN schreibt dazu: „Hierbei wurden die meisten leeren Cocons gefunden, die vermutlich von Vögeln ausgefressen waren." Diese Pfähle waren ja tatsächlich äußeren Feinden am meisten zugänglich. Ich selbst habe leere Cocons daran untersucht, die sicher durch einen feindlichen Eingriff eröffnet waren. Diese Tätigkeit der Vögel in einer fast baumlosen Weinbergsflur wäre sehr zu begrüßen und zu beachten, sie müßte allerdings wunder nehmen. Jedenfalls verdient das auffallende Ergebnis auch nach dieser Richtung eingehend erforscht zu werden. Für den geringen Effekt an sich bieten sich mehrere Erklärungsmöglichkeiten:

1) Größere Widerstandsfähigkeit der Conchylis ambiguella, die allein im Versuchsfelde angetroffen wurde, gegen den Einfluß der Feuchtigkeit oder den Krankheitserreger.

2) Undurchlässigkeit der Cocons für die Feuchtigkeit oder den Krankheitserreger.

3) Fehlen der Krankheitserreger in dem behandelten Weinberg.

Bei Annahme einer der beiden ersten Erklärungen kann man sowohl der Bodenwirkung als einem Organismus die Hauptrolle bei der Wirkung des Verfahrens zuschreiben. Nun wird man schon nach einer vergleichenden Untersuchung der Cocons beider Arten (ambiguella und botrana) dem zweiten von den drei Erklärungsversuchen wenig Zutrauen schenken: Die Fäden des Botranacocons sind bedeutend feiner, das Gewebe beider Arten ist aber gleich dicht gefügt, und die Fremdkörper, mit denen Ambiguella ihren Cocon reichlicher durchwebt, besonders wenn sie sich exponiert verpuppt, wie auf den Pfählen, können auf die Dauer weder der Bodenfeuchtigkeit noch einem winzigen Krankheitskeim standhalten. Gegen die erste Erklärung spricht aber die erwiesene Tatsache, daß in der Pfalz ambiguella dem Verfahren, wenn auch anscheinend etwas langsamer, so doch erliegt. — Die dritte Erklärung dagegen, welche die Schuld an dem Mißerfolge in Franken dem Fehlen des Erregers zuschiebt, erhält eine mächtige Stütze darin, daß der in der Pfalz so verbreitete cordycepsartige Pilz in Puppen aus dem behandelten fränkischen Gelände nur in einem einzigen von vielen untersuchten Fällen zu finden war.

Noch eine spezielle Frage dürfte interessieren: Warum stellt sich dagegen in Escherndorf die Sterblichkeitsziffer ohne Behandlung so viel höher als in Deidesheim-Forst (28 Proz. gegen 45 Proz.)?

Ich halte folgenden Zusammenhang für wahrscheinlich:

Im ersten Abschnitt dieser Abhandlung habe ich auf die Erscheinung hingewiesen, daß bei Conchylis ambiguella, und nur bei dieser, an vielen Exemplaren ein Einschrumpfen des Abdomens zu beobachten ist; ich habe diese Erscheinung als Krankheitssymptom mit immer oder oft tödlichem Ausgange gedeutet, im Einklang mit der Anschauung von CATONI. — Man trifft nun diese Verkürzung des Abdomens als häufige Erscheinung bei fränkischen wie bei pfälzischen Puppen (und, wie wir gesehen haben, auch in südlichen Weinbaugebieten), und da unter den Deidesheimer und Forster Puppen nur ein geringer Bruchteil zu Ambiguella gehört, in Escherndorf dagegen nur diese Art vorkommt, wäre eine größere normale Sterblichkeit in Escherndorf von vornherein zu erwarten — vorausgesetzt natürlich, daß meine durch CATONI unabhängig bestätigte Ansicht, es liege eine Krankheit vor, zu Recht besteht.

Zusammenfassend hebe ich zwei Momente hervor: Im reinen Interesse der Praxis den Erfolg des Verfahrens in zwei so verschiedenartig verlaufenen Wintern — im praktischen und rein wissenschaftlichen die Frage nach der Ursache des Erfolges und damit nach der Rolle des Pilzes. — Ist

er unter den durch das Verfahren geschaffenen günstigen Existenzbedingungen pathogen, ist er für einen Erfolg unentbehrlich?

Auf die erste Angelegenheit eingehend, muß ich auf eine bereits erwähnte Einschränkung hinweisen, daß nämlich das Verfahren für unsere niedrige Pfälzer Qualitätserziehung sowohl, wie mit Zuhilfenahme der Pfahlbehandlung für den größten Teil des übrigen deutschen Weinbaugebietes **verwendbar** ist, nicht aber für die hohe Pfälzer Erziehungsart im Oberland. Diese Gemarkungen müssen sich einstweilen mit dem Entrinden der Stöcke im Winter behelfen, das ich schon empfohlen habe. — (Sommerbehandlung kann daneben nur als ergänzend in Betracht kommen.)

Aber auch bei niedriger Erziehungsart ist ähnlich wie bei Pfahlerziehung noch eine ergänzende Winterbehandlung nötig. Es müssen auch die Pflöcke, soweit diese nicht durch Eisen ersetzt sind, behandelt werden. Beherbergen sie auch nicht einen Prozentsatz an Puppen wie die Pfähle bei der Pfahlerziehung, so können sie doch in schlimmen Jahren einen ansehnlichen Stamm an Schädlingen liefern. Die Pfälzische Kommission zur Bekämpfung der Rebschädlinge hat deshalb ein Preisausschreiben erlassen auf ein geeignetes Anstrichmittel, durch das bei einfacher Handhabung die Ritzen der Pflöcke für die Zeit des Verpuppens oder des Ausschlüpfens der Schmetterlinge verschlossen werden könnten.

Zugleich beeile man sich dort, wo man den Erfolg des Anhäufelns mit angesehen hat, die Holzpflöcke abzuschaffen und durch Eisen zu ersetzen, weil dann die ganze Bekämpfung mit einer Maßnahme erledigt werden kann.

Zur zweiten Angelegenheit übergehend erinnere ich daran, daß die Cordycepsarten allgemein als pathogen betrachtet werden. Im vorstehenden Falle liegt das auch nach den Untersuchungsergebnissen nahe. Denn:

1) kommt das Mycel auch in lebenden Puppen vor; ich habe es allerdings nur selten gefunden, und die Möglichkeit wäre nicht ausgeschlossen, daß der Pilz auch in diesen Puppen erst sekundär nach Entstehung von Fäulnisprodukten eingewuchert sei;

2) wo der Pilz fehlte, unterblieb auch das Sterben.

Unter allen Umständen sind in diesem Falle, wo es sich um eine Gruppe handelt, deren Angehörige auch saprophytisch leben, noch feinere Prüfungen angezeigt. — Durch das Auffinden jüngerer Entwicklungsstadien in lebenden Puppen würde die Pathogenität wieder von einer anderen Seite her wahrscheinlich gemacht. — Als Beweis kommt natürlich in solchen Fällen auch die künstliche Infektion in Betracht.

Eine solche Infektion wird sich vielleicht im vorstehenden Falle in größerem Umfange durchführen lassen. Es käme darauf an, den Versuch zu machen, ob

sich die Sterblichkeit unter den Puppen bei Einführung des Pilzes in von ihm verschonte Gebiete — im vorliegenden Falle die genannten fränkischen Gemarkungen — entsprechend erhöht.

Ebenso wäre meines Erachtens ein untrügliches Zeichen für die Pathogenität des Pilzes gegeben, wenn sich die Tatsache, daß die Sterblichkeit unter den Puppen mit seiner Anwesenheit in einem Gebiete steigt, mehrfach wiederholen sollte.

Am Schlusse meiner Ausführungen spreche ich Herrn Kgl. Kustos H. FISCHER-Stuttgart für Anfertigung der Puppenphotographien und Herrn GRADOLFER-Neustadt für die einiger farbiger Abbildungen meinen besten Dank aus.

Neustadt, 15. Mai 1910.

Literaturverzeichnis.

BABO, A. v., und MACH, E., Handbuch des Weinbaues und der Kellerwirtschaft. Bd. 1. Weinbau. 3. Aufl. LÜSTNER, Die tierischen Feinde und Krankheiten der Rebe. Berlin, P. Parey, 1910.

BASSERMANN-JORDAN, FR., Geschichte des Weinbaues, unter besonderer Berücksichtigung der bayerischen Rheinpfalz. Bd. 2. Frankfurt a. M., H. Keller, 1907.

—, Erfahrungen der Praxis mit moderner Wurmbekämpfung. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, K. Theyer, 1908.

BERLEPSCH, H. Freih. v., Der gesamte Vogelschutz. Halle, Gesenius, 1904.

BREUCHEL, PH. JAC., WALTER, ISR., BAUER, ANDR., Von den Rebstichern. Vier Preisschriften, von der Akademie der Wissenschaften gekrönt. Mannheim, Schwan, 1767.

BUHL, F. P., In: Stenographischer Bericht über die Sitzung der bayerischen Kammer vom 6. Okt. 1909, Bd. 7, No. 186. Interpellation der Abgeordneten BUHL und Genossen betreffend Maßregeln zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes im pfälzischen Weingebiete.

CAPUS, I., und FEYTAUD, I., Eudemis et Cochylis. Mœurs et traitements. Paris, Ch. Amat, 1909.

CHITTENDEN, F. H., Some Insects injurious to the Violet, Rose and other Ornamental Plants. Bulletin U. S. Dep. of Agricult, No. 27.

CZÉH, A., Ueber die Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes und die Nutzbarmachung eines natürlichen Feindes desselben. Weinbau und Weinhandel, Frankfurt 1898.

—, Die Ergebnisse der in den Domanialweinbergen durchgeführten Versuche zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Ebenda, Frankfurt 1903.

DAHL, FR., Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Naturhaushalte. Nach statistischen Untersuchungen dargestellt. Nova acta, Abh. d. Kais. Leop.-Karol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher, Bd. 88, No. 3. Leipzig, W. Engelmann, 1908.

DE BARY, A., Zur Kenntnis insektentötender Pilze. Botan. Zeitung, Jg. 25, 1867.

DERN, A., Zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, Theyer, 1909.

—, Einiges über den Weinbau im Königreich Bayern, aus den Jahresberichten des K. Landesinspektors für Weinbau, 1905—07. Vierteljahrsschr. d. bayer. Landwirtschaftsrates. München, Pössenbacher, 1908.

DEWITZ, J., Die Bekämpfung des einbindigen und des bekreuzten Traubenwicklers. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 36. Berlin, P. Parey, 1907.

—, Beobachtungen, die Biologie der Traubenmotte, Cochylis (sic!) ambiguella HÜBN., betreffend. Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie. Berlin-Schöneberg, Chr. Schröder, 1905.

—, Ueber Fangversuche, angestellt mittels Acetylenlampen an den Schmetterlingen von Tortrix pilleriana. Ebenda.

DEWITZ, J., Zusammenfassender Bericht über die an der Mosel in den Jahren 1907 und 1908 gegen den Traubenwickler ausgeführten Bekämpfungsversuche. Ber. d. Kgl. Lehranstalt f. Wein-, Obst- u. Gartenbau zu Geisenheim a. Rh. (Ber. über d. Tätigkeit d. pflanzenpatholog. Station). Berlin, P. Parey, 1909.

—, Das Zudecken der Reben als Bekämpfungsmaßnahme gegen den Sauerwurm. Weinbau u. Weinhandel. Frankfurt 1909.

DISQUÉ, H., Verzeichnis der in der Plalz vorkommenden Kleinschmetterlinge. Mitt. der Pollichia, eines naturwissenschaftl. Vereines der Rheinpfalz. Bad Dürkheim 1907.

—, Versuch einer mikrolepidopterologischen Botanik. Deutsche Entom. Zeitschr. Iris, herausgeg. v. Entom. Verein Iris zu Dresden, Jahrg. 1908.

DUFOUR, Le ver de la vigne (la cochylis), résultats des essais entrepris pour combattre ce parasite. Chronique agricole du Canton de Vaud, Suppl. zu No. 4, 1892.

FISCHER, E., Ueber die Ursachen der Disposition und über Frühsymptome der Raupenkrankheiten. Biolog. Zentralbl. Leipzig, Thieme, 1906.

FRIEDERICHS, K., Zur Kenntnis einiger Insekten und Spinnentiere von Villa franca (Riviera di Ponente). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. Husum, Chr. Schröder, 1906.

FROELICH, G., Mitteilung in der Sammlung „Beitrag zum Auftreten des Heu- und Sauerwurmes", nach statistischen Angaben herausg. v. d. Vereinigung Pfälzischer Weinproduzenten etc. Neustadt-Haardt, H. Meininger, 1907.

FUHR, Ein Beitrag zur Wurmbekämpfung. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, Theyer, 1909.

GESCHER, KL., Die nützlichen Weinbergsinsekten. Ein Handbuch für Winzer. Trier, I. Lintz, 1905.

—, Neuer Wegweiser zur Schädlingsbekämpfung. Ebenda, 1906.

Gesundheitsamt, das Kaiserl., Zu dem Artikel über „Erfahrungen der Praxis mit moderner Wurmbekämpfung". Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, K. Theyer, 1908.

GIARD, A., L'Isaria densa (LINK) FRIES, champignon parasite du hanneton commun (Melolontha vulgaris L.). Bullet. Sc. de la France et de la Belgique, T. 24. Paris, G. Carré, 1893. (Friedländer u. Sohn, Berlin.)

HARTMANN, AUG., Die Kleinschmetterlinge des europäischen Faunengebietes. Erscheinungszeit der Raupen und Falter, Nahrung und biologische Notizen. Mitt. d. Münchener Entom. Vereins, 1880.

HENKING, H., Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb., Bd. 3, Abt. f. Systematik etc. Jena, G. Fischer.

HENNEGUY, L. F., Les Insectes. Morphologie. Reproduction. Embryogénie. Paris, Masson et Cie., 1904.

HEYMONS, R., Europäische Insektenschädlinge in Nordamerika und deren Bekämpfung. Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtschaft, Jahrg. 6. Stuttgart, Eug. Ulmer, 1908.

HIESEMANN, M., Lösung der Vogelschutzfrage nach Freiherrn v. BERLEPSCH. 3. vermehrte u. verb. Aufl. Leipzig, Franz Wagner, 1909.

HILTNER, L., Ueber die bisherigen Maßnahmen zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins, Jahrg. 1. Mainz, Theyer, 1906.

HOLLRUNG, M., Handbuch der chemischen Mittel gegen Pflanzenkrankheiten. Herstellung und Anwendung im großen. Berlin, P. Parey, 1898.

HOWARD, L. O., Report of the Entomologist for 1908. Annual Rep. of the U. S. Departm. of Agriculture, Washington 1908. (Tätigkeit der Parasitenstation betr.)

JOLICOEUR, H., Les Ravageurs de la vigne. Paris, Oct. Doin, 1894.

KENNEL, I., Die paläarktischen Tortriciden. Zoologica, Bd. 21, H. 54. Stuttgart, E. Schweizerbart, 1908.

KOCH, FR. W., Der Heu- und Sauerwurm oder der einbindige Traubenwickler (Tortrix ambiguella) und dessen Bekämpfung. 4. Aufl. Trier, H. Stephanus, 1898.

KOLLAR, V., Naturgeschichte der schädlichen Insekten in Beziehung auf Landwirtschaft und Forstkultur. Wien 1837.

KRASSILSTSCHIK, I. M., Ueber neue Sporozoen bei Insekten. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 14. Jena, G. Fischer, 1909.

LABORDE, J., Étude sur la Cochylis et les moyens de la combattre par les traitements d'hiver. Revue de. Viticulture, T. 15. Paris, Bld. St. Michel, 1900.

LENERT, A., Weitere Erfahrungen betr. die Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Verh. d. 20. Deutsch. Weinbaukongr. in Kreuznach Sept. 1901. Mainz, Ph. v. Zabern, 1902.

LÜSTNER, G., Bericht der Kgl. Lehranstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau zu Geisenheim a. Rh. für das Jahr 1907. (Ber. über die Tätigkeit der Pflanzenpatholog. Station.) Berlin, P. Parey, 1908.

—, Ueber die diesjährigen Erfahrungen bei der Heu- und Sauerwurmbekämpfung. Bericht auf der 25. Generalversammlung des Deutschen Weinbauvereins zu Eltville. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, Theyer, 1908.

—, Bericht der Kgl. Lehranstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau für das Jahr 1908. (Ber. über die Tätigkeit der Pflanzenpatholog. Station.) Berlin, P. Parey, 1909.

—, Der bekreuzte Traubenwickler (Eudemis botrana). Mitt. über Weinbau und Kellerwirtschaft (Herausg. Prof. Dr. WORTMANN). Wiesbaden, Rud. Bechtold u. Comp., 1909.

MARCHAL, P., Recherches sur la biologie et le développement des hymenoptères parasites. II. Les Platygasters. Arch. de Zool. expér. et générale, Année 34. Paris, Schleicher frères, 1906.

MIRANDE, M., Contributions à la biologie des Entomophytes. Rev. génér. de Bot., 1908.

MOLZ, E., Schädlingsbekämpfung im Weinberg während des Winters. Mitt. f. Weinbau u. Kellerwirtschaft (Herausg. Prof. Dr. WORTMANN), Jahrg. 20. Geisenheim 1908.

MORITZ, J., Die Rebenschädlinge, vornehmlich die Phylloxera vastatrix PL., ihr Wesen, ihre Erscheinung und die Maßregeln zu ihrer Vertilgung. 2. Aufl. Berlin, P. Parey, 1891.

—, Beobachtungen und Versuche betreffend die Reblaus (Phylloxera vastatrix PL.) und deren Bekämpfung. Berlin, J. Springer, 1893.

MUTH, FRANZ, Zur Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, Theyer, 1910.

PAGENSTECHER, A., Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. Jena, G. Fischer, 1909.

PLAUT, H. C., Die Hyphenpilze oder Eumyceten. Handbuch der pathogenen Mikroorganismen (Prof. Dr. KOLLE und Prof. Dr. WASSERMANN), Bd. 1. Jena, G. Fischer, 1903.

QUAINTANCE, A. L., and SHEAR, C. L., Insects and fungous ennemies of the grape east of the Rocky Mountains. Farmers Bulletin 284 U. S. Departm. of Agriculture. Washington, Government Printing Office, 1907.

REH, L., Arsenvergiftung an Obstbäumen. Referat über die Ausführungen Dr. WM. P. HEADDENS (Colorado agric. Exp. Station, Bull. No. 131, 1908). Zeitschr. f. Pflanzenschutz, 1910.

—, in: SORAUERS Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 3, Lief. 21. Berlin, P. Parey, 1909. (Traubenwickler betr.)

RÖHRIG, G., Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschutzes. Mitt. aus der Kais. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, Heft 9. Berlin, P. Parey, 1910.

RÜBSAMEN, EW. H., Die wichtigsten deutschen Rebenschädlinge und Rebennützlinge. Auf Veranlassung des preußischen Ministeriums für Landwirtschaft, Domänen und Forsten bearbeitet etc. Berlin, Bong u. Co., 1909.

SAUVAGEAU et PERRAUD, Sur un champignon parasitaire de la cochylis. Compt. R. Acad. Paris, 1893.

SCHMIDT-EDENKOBEN, Zwei Vorträge und einige noch nicht veröffentlichte Notizen über Tortrix ambiguella. Speyer, G. Kranzbühler, 1875.

SCHMIDT-GÖBEL, H. M., Der Rebstecher (Rhynchites alni MÜLL., betuleti F.), sein Leben und Treiben und seine Vertilgung. Für Entomologen und Weinbergsbesitzer nach mehrjährigen Beobachtungen. Wien, Carl Gerolds Sohn, 1882.

SCHREIECK, G. I., Abwehr des Heu- und Sauerwurmschadens. Neustadt-Haardt, Meininger, 1907.

SCHWANGART, FR., Heu- und Sauerwurm. Vortrag anläßlich des Kurses für praktische Landwirte in Neustadt-Haardt 1909. Pfälz. Wein- und Obstbauzeitung (Leitung Dr. A. ZSCHOKKE). Kaiserslautern, Herm. Kayser, 1909.

—, Zur Bekämpfung der Conchylis ambiguella und Polychrosis botrana mit Nikotin. Jahresber. der Vereinigung pfälzischer Weinproduzenten, 1909.

—, Zur Bekämpfung des Traubenwicklers im Jahre 1908. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, K. Theyer, 1909.

—, Grundlagen einer Bekämpfung des Traubenwicklers auf natürlichem Wege. Ebenda.

—, Neuere Bekämpfungsverfahren gegen den Heu- und Sauerwurm und ihre Verwendbarkeit in der Praxis. Vortrag anläßlich der Generalversammlung des Deutschen Weinbauvereins in Badenweiler 11.—14. Sept. 1909. Pfälz. Wein- u. Obstbauzeitung, 1909, und Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins, 1910.

SCHWANGART, FR., Zur Bekämpfung des „Heu- und Sauerwurmes" (Traubenwicklers) in Bayern. Naturwissensch. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, Jahrg. 8. Stuttgart, E. Ulmer, 1910.

— und FUHR, Ueber den Stand der Arsenfrage in Frankreich. Mitt. d. Deutsch. Weinbauvereins. Mainz, K. Theyer, 1909.

SCHWARZ, M., Ueber den Schaden und Nutzen des Ohrwurms (Forficula auricularia). Arbeiten aus der Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, Bd. 6. Berlin, J. Springer, 1908.

SILVESTRI, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus (DALM.). Portici, Stab. Tip. Vesuviano, 1906.

SLINGERLAND, M. V., The grape berry moth (Polychrosis viteana CLEM.) CORNELL. Univ. agr. exp. Stat. of the Coll. of agr. Ithaka, Newyork, 1904.

SYMONS, T. B., Entomological Notes from Maryland. Proc. of the 18 Ann. Meeting of the Assoc. of Econom. Entomologists. U. S. Dep. of Agric. Bur. of Entomology, Bull. No. 60. Washington, Govern. Printing Office, 1906.

TASCHENBERG, E. L., Der Traubenwurm, seine Naturgeschichte und Bekämpfung. Annalen der Oenologie (Dr. A. BLANKENHORN und Dr. L. RÖSLER), Bd. 1. Heidelberg, C. Winter, 1870.

— Praktische Insektenkunde. III (Schmetterlinge). Bremen, M. Heinsius, 1880.

TRABUT, L., Destruction de l'Altise de la vigne par un champignon parasite. Labor. Pathol. vég. de l'Institut Pasteur d'Alger, 1898.

TUBEUF, C., Ueber die Erfolglosigkeit der Nonnenvernichtung durch künstliche Bakterieninfektion. (Zugleich eine kritische Besprechung der Versuche in Ratibor.) Forstl.-Naturwiss. Zeitschr., Jahrg. 2. München, Gust. Himmer, 1893.

VANEY, C., und CONTE, A., Utilisation des champignons entomophages pour la déstruction des larves d'Altises. C. R. Acad. d. Sciences Paris, T. 138, 1904.

VERSON, E., Sulle cause che possono determinare la flaccidezza. Annuario 34 della R. Stazione bacologica Padova, 1908.

VON DER HEIDE, E., Ueber den Arsengehalt der Weine. Vortrag, gehalten gelegentlich des 24. Deutschen Weinbaukongresses in Mannheim 1907. Mitteil. d. Dtsch. Weinbauvereins. Mainz, K. Theyer, 1908.

WAHL, BR., Ueber die Polyederkrankheit der Nonne (Lymantria monacha L.). Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen, 1909.

ZECHINI e SILVA, (Karbolisierten Tabaksaft mit Kreolin- und Seifenzusatz betr.). Le stazioni sperimentali agrarie italiane, 1893. (Zit. nach HOLLRUNG).

ZOPF, W., Die Pilze in morphologischer, physiologischer, biologischer und systematischer Beziehung. Breslau, E. Trewendt, 1890.

ZSCHOKKE, A., Jahresbericht der Kgl. Weinbauschule zu Neustadt a. d. Haardt, 1904.

— Neuere Erfahrungen bezüglich der Bekämpfung des Heu- und Sauerwurmes. Vortrag, gehalten auf dem 18. Weinbaukongreß in Würzburg 1899. Mainz, Ph. v. Zabern, 1900.

— Versuche über die Wirksamkeit von Fanglampen zur Bekämpfung von Rebschädlingen. Weinbau und Weinhandel, Frankfurt 1903.



Fig. 1.



A. Gerspach phot. Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

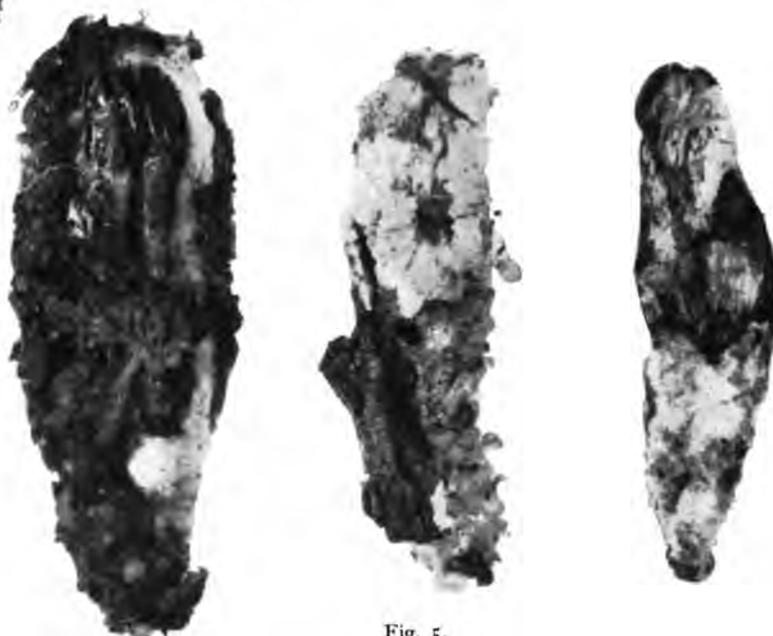
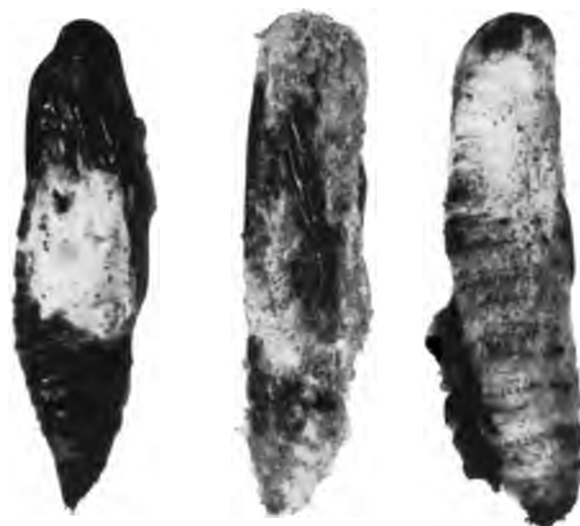


Fig. 5.



H. Fischer phot. Fig. 6.



Fig. 7.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 26.

Fig. 1. Zur Vertilgung der Winterpuppen von Conchylis ambiguella HÜBN. und Polychrosis botrana SCHIFF. „angehäufelter" Weinberg bei Deidesheim. Die Pfosten sind mit einem Anstrich versehen, um das Aufschlüpfen von Schädlingen zu verhindern. Niedrige Pfälzer Drahterziehung.

Fig. 2. Hohe Pfälzer Drahterziehung bei Maikammer. Im Weinberg ein großes Drahthaus mit Glasdach zum Studium der Schmarotzerinsekten („Tachinenhaus").

Tafel 27.

Fig. 3. P. botrana (links), C ambiguella normal (Mitte), C. ambiguella mit krankhaft deformiertem Abdomen (rechts). 10-fache Vergr.

Fig. 4. Von Cordyceps sp. befallene und gesunde Puppen (in der Mitte P. botrana, unten C. ambiguella). Nat. Größe.

Fig. 5. Von Cordyceps sp. befallene Puppen im Cocon. 10-fache Vergr.

Fig. 6. Verschiedener Grad des Befalles mit Cordyceps sp. bei Polychrosis botrana SCHIFF. 10-fache Vergr.

Fig. 7. Stück eines Segmentes von P. botrana SCHIFF. Eine Kolonie von Cordyceps sp. mit lockerer Anordnung der Conidienträger wuchert daraus hervor. Vergr.

Tafel 28.

Fig. 8. Mächtiges Konidienbündel von Cordyceps sp. auf einer Puppe. ZEISS, Obj. A, Ok. 3.

Fig. 9. Eine Partie Konidienträger mit Fruchtstauden. ZEISS, Obj. F, Ok. 2.

Fig. 10. Zwei Seitenäste mit Fruchtständen und Konidien. Traubige und wirtelige Anordnung. ZEISS, Obj. F, Ok. 6.

Fig. 11. Fruchtstände mit Basidien und Konidien. Einfacherer und komplizierter Bau. ZEISS, hom. Imm. 1 : 112. Komp.-Ok. 8.

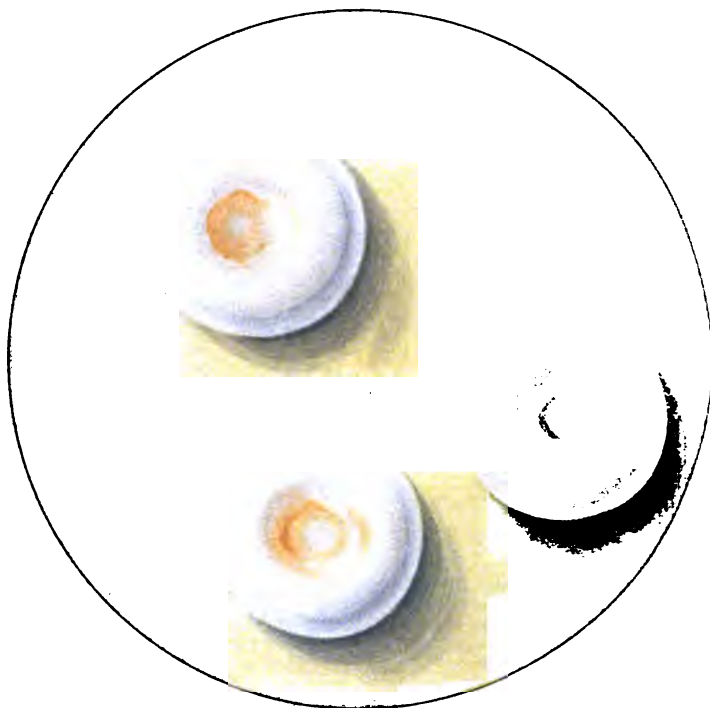
Fig. 12. Plattenkultur auf Nährgelatine. Drei Kolonien. Nat. Größe.

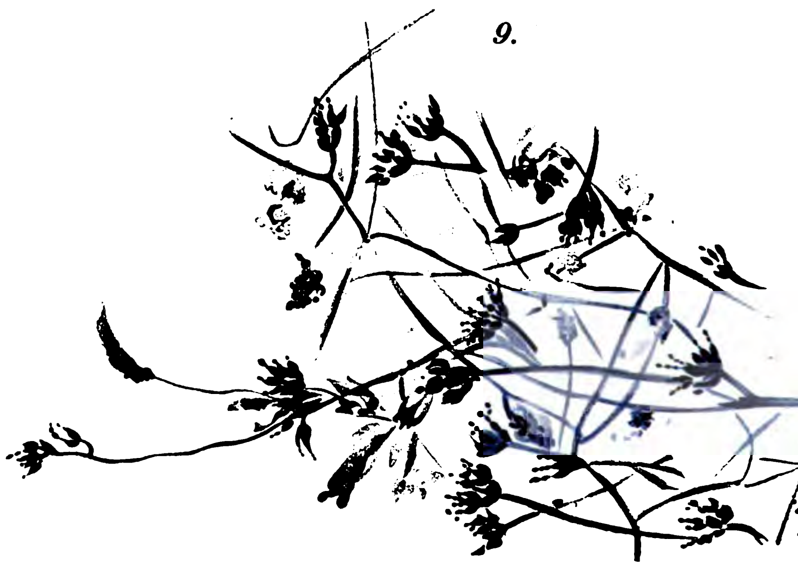
Fig. 13. Reagierglaskultur. Eine Kolonie. Nat. Größe.

Inhalt

	Seite
I. Zur Biologie der Traubenwickler	466
II. Versuche mit chemischen Bekämpfungsmitteln	489
III. Aussichten der Bekämpfung mit mechanischen und physikalischen Methoden	504
IV. Versuche zur Heranziehung natürlicher Bekämpfungsfaktoren	507
Literaturverzeichnis	529
Erklärung der Abbildungen	533







13.

12.

9.

Fig. 9-11 J Melms, 12 u. 13 F Gratolfer gez.

Schwangart.

Verlag von Gustav

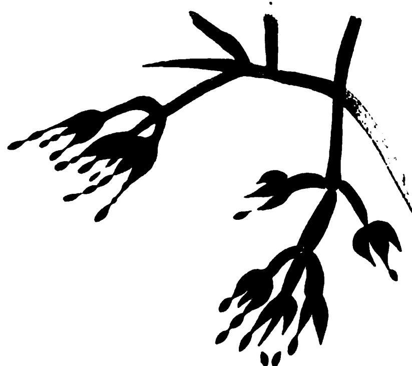
8.



10.



11.



X.

Vererbungslehre und Deszendenztheorie.

Antrittsvorlesung
bei Uebernahme der zoologischen Professur in Jena,
gehalten am 15. Mai 1909.

Von

L. Plate.

Mit Tafel 29 und 3 Textfiguren.

Hochansehnliche Versammlung!

Nach altbewährter akademischer Sitte soll der neu erwählte Universitätslehrer sich vor seinen Kollegen und Kommilitonen einführen durch eine Rede, welche irgendeine Seite des von ihm vertretenen Faches in ihrer allgemeinen Bedeutung schildert. So möchte ich zu Ihnen sprechen über die Beziehungen, welche zwischen der modernen Erblichkeitsforschung und der wichtigsten biologischen Theorie, der Abstammungslehre, vorhanden sind [1]. Zuvor aber möge es mir gestattet sein, den Hohen Regierungen und dem Senate unserer Universität meinen aufrichtigsten Dank für die ehrenvolle Berufung auf den HAECKELschen Lehrstuhl auszusprechen und zu geloben, daß ich nach bestem Wissen und Vermögen mich bemühen werde, die biologische Forschung im zoologischen Institute auf der Höhe zu halten, welche sie seit langer Zeit an unserer Hochschule eingenommen hat.

Nur wenige deutsche Universitäten können sich mit Jena hinsichtlich ihres Einflusses auf den Gang der biologischen Wissenschaften messen, und speziell die Deszendenztheorie ist hier wohl mehr gefördert worden als an irgendeinem anderen Punkte der Welt, vielleicht höchstens mit Ausnahme jenes stillen Landsitzes in Down, von dem aus der geniale DARWIN 40 Jahre lang auf das Denken aller Zoologen und Botaniker einwirkte. Hier in Jena hat unser größter Dichter, GOETHE, sich mit anatomischen Studien beschäftigt und sich bemüht, in dem Schädel des Menschen denselben Bauplan zu erkennen, welcher bei den Säugetieren vorliegt, was nur einen Sinn hat, wenn man von der Ueberzeugung ausgeht, daß der Mensch sich aus tierartigen Vorfahren entwickelt hat. LORENZ OKEN schrieb in unsern Mauern seine „Naturphilosophie" und suchte in diesem Werke Geist und Körper und die ganze Natur als eine große Einheit zu erfassen; mögen seine Sätze uns auch vielfach phantastisch anmuten, so ist sein Streben nach einheitlicher Zusammenfassung der Tatsachen doch vollauf zu billigen. SCHLEIDEN, der Botaniker, war einer der Unsrigen, und die Zellentheorie, welche wir ihm zusammen mit SCHWANN verdanken, ist das Fundament der Abstammungs-

1) Der Vortrag blieb fast ein Jahr als Manuskript liegen und ist, bevor er in Druck gegeben wurde, beträchtlich erweitert worden mit Rücksicht auf inzwischen erschienene Literatur und eigene Beobachtungen.

lehre geworden, denn wenn die Tiere und Pflanzen sich aus denselben Bausteinen zusammensetzen, dann ist es nicht unwahrscheinlich, daß beide Reiche sich aus einer gemeinsamen Grundquelle entwickelt haben. Der Anatom K. GEGENBAUR war 18 Jahre lang, von 1855—1873, eine Zierde unserer Universität, und hat es wie kein anderer vor und nach ihm verstanden, das anatomische Studium der Wirbellosen und der Wirbeltiere mit deszendenztheoretischem Geiste zu durchtränken und zu zeigen, wie wir Verständnis für die unendliche Mannigfaltigkeit der Organe nur auf dem Wege der historischen Betrachtung gewinnen. GEGENBAUR war von einer erstaunlichen Vielseitigkeit auf zoologischem und anatomischem Gebiete. Seine Untersuchungen und Monographien erstreckten sich in der ersten Zeit namentlich auf wirbellose Meerestiere (Infusorien, Cölenteren, Sagitten, Krebse), später auf Wirbeltiere, die er histologisch, histogenetisch, und vergleichend-anatomisch mit einer bis dahin unerreichten Gründlichkeit und Weite der Ausblicke bearbeitete. Durch alle seine Untersuchungen zieht sich als leitender Faden der Gedanke, daß man durch Vergleichung der verschiedenen morphologischen Befunde verwandter Geschöpfe die ursprünglichen oder, wie man zu sagen pflegt, die primitiven Zustände herausschälen und so genetische Reihen konstruieren kann, die, von einfachen Grundgestalten der Organe ausgehend, zu immer komplizierteren Formen führen oder auch wohl durch Rückbildung zu rudimentären Organen von sekundärer Einfachheit zurückleiten. Das beste Beispiel seiner Denkweise ist seine berühmte Schädeltheorie, durch die er das alte, hier in Jena schon von GOETHE und OKEN diskutierte Problem der Zusammensetzung des Schädels in neue Bahnen lenkte. Jene beiden suchten dieses Organ zurückzuführen auf mehrere knöcherne Wirbel, welche miteinander verschmolzen seien und bemühten sich, die einzelnen Teile der Wirbel in den Elementen des Schädels wiederzufinden. GEGENBAUR zeigte, daß man den knöchernen Schädel der Knochenfische, Amphibien und höheren Wirbeltiere nicht verstehen kann, wenn man nicht zurückgreift auf die Zustände, welche bei niedersten Fischen, den mit einem knorpeligen Skelett versehenen Haien, vorliegen. Diese Tiere besitzen eine ungegliederte, einheitliche Knorpelkapsel, welche das Gehirn umhüllt und sich sehr auffällig von der gegliederten Wirbelsäule unterscheidet. Aber an diesem Knorpelcranium lassen sich eine Anzahl Löcher in gesetzmäßiger Reihenfolge erkennen, aus denen Nerven heraustreten, welche die Kiefer- und Kiemenbogen versorgen und außerordentlich an die Rückenmarksnerven erinnern. Daraus zog GEGENBAUR den Schluß, daß der Schädel dieser Fische entstanden sei aus der Verschmelzung von einheitlichen Knorpelwirbeln, und daß erst auf einer höheren Stufe dieses ungegliederte Primordialcranium sich in eine knöcherne, aus vielen einzelnen Stücken zusammengesetzte Kapsel verwandelt habe, und daß es also grundfalsch sei, im Sinne von GOETHE und OKEN an dem knöchernen Schädel nach Wirbelelementen

zu suchen. In ähnlicher Weise suchte er die vergleichende Anatomie der Haie in den Dienst der Abstammungslehre zu stellen durch seine Archipterygiumtheorie, welche besagt, daß die paarigen Extremitäten, die Brust- und Bauchflosse, nach hinten verlagerte Kiemenbogen sind, und daß sich also hier das Prinzip des Funktionswechsels in großartiger Weise offenbart. GEGENBAURs Arbeiten haben ungemein anregend gewirkt und der ganzen Anatomie jenen deszendenztheoretischen Anstrich gegeben, welcher der jetzigen Generation als etwas ganz Selbstverständliches erscheint. Mögen die ontogenetische Forschung und die Paläontologie auch einzelne seiner theoretischen Schlüsse und Homologien ablehnen und verbessern, seine Arbeitsrichtung ist zu allgemeiner Annahme gelangt und sie wird auch durch die neuere experimentelle Morphologie, die sogenannte Entwicklungsmechanik, nicht außer Kurs gesetzt, denn wenn diese uns zeigt, in welcher Weise ein Organismus auf bestimmte Eingriffe reagiert, so erleichtert sie uns nur die Erkenntnis der Ursachen, welche den stammesgeschichtlichen Veränderungen zugrunde gelegen haben.

Ich will hier nicht erörtern, wie weit GEGENBAURs Arbeitsrichtung seiner ureigensten Initiative entsprungen und wie weit sie auf die persönlichen Anregungen meines Amtsvorgängers zurückzuführen ist. Zweifellos hat ERNST HAECKEL auch nach dieser Seite hin einen günstigen Einfluß auf den größten Anatomen der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts ausgeübt. Jenas Stellung in der Geschichte der Biologie ist mit dem Namen HAECKEL unzertrennlich verknüpft Sein unermüdlicher Fleiß, die Vielseitigkeit seiner Forschungen, die Kühnheit und Folgerichtigkeit seiner Spekulationen, sein Bestreben, die Tatsachen der Entwicklungslehre den weitesten Kreisen unseres Volkes bekannt zu geben und aus ihr die Konsequenzen für eine einheitliche und naturwissenschaftlich begründete Weltanschauung (Monismus) zu ziehen, und seine Gabe, die eigene Begeisterung auf seine Zuhörer zu übertragen — alle diese Vorzüge haben unsere Hochschule in den letzten 40 Jahren zu einer Hochburg des Darwinismus gemacht und sicher sehr wesentlich zu ihrem äußeren Gedeihen beigetragen. Unter HAECKELs Schülern finden wir eine lange Reihe glänzender Namen des In- und Auslandes, und mit ganz verschwindenden Ausnahmen sind sie alle begeisterte Anhänger der Entwicklungslehre geblieben. Es wird mein aufrichtiges Bemühen sein, im HAECKELschen Sinne durch Unterricht und Forschung an dem weiteren Ausbau der Abstammungslehre mitzuwirken und zunächst einmal seine letzte Idee, das phyletische Museum, in die Tat umzusetzen. Diesen Gedanken eines deszendenztheoretischen Spezialmuseums halte ich für sehr glücklich, denn wodurch könnte man leichter und nachhaltiger Anhänger für unsere Anschauungen gewinnen, als wenn man an schönen Präparaten, Modellen und Bildern die Tatsachen der vergleichenden Anatomie, der Embryologie, der Variabilität, der Vererbung, des Einflusses äußerer

Reize einschließlich des Gebrauchs und des Nichtgebrauchs, der Mimikry und vieler anderer Anpassungen dem Beschauer vorführt. Das Gebäude hierzu steht fertig da, aber bis die Säle gefüllt sind, ist noch ein weiter Weg, denn die Geldmittel, welche wir der Hochherzigkeit vieler Freunde der Entwicklungslehre verdanken, bedürfen noch der Ergänzung und die vorhandenen Sammlungen reichen bei weitem nicht aus und lassen sich auch nur teilweise verwerten. So werden Sie immerhin noch einige Jahre sich gedulden müssen, bis wir jenes Museum an den Pforten des „Paradieses" [1]) feierlich eröffnen können.

Unterdessen möge die deszendenztheoretische Forschung ungestört ihren Fortgang nehmen, indem wir einerseits festhalten an den alten erprobten Wegen der vergleichenden Anatomie und Embryologie, andererseits uns aber auch nicht verschließen vor den neueren Bestrebungen, auf experimentellem Wege jene beiden großen Gebiete der Variabilität und der Vererbung näher kennen zu lernen, welche das Fundament der Abstammungslehre bilden.

Es ist ein Irrtum zu glauben, daß die ältere und die neue Arbeitsrichtung sich nicht miteinander vertrügen oder gar, daß jene überlebt sei. Wer auf dem Boden der Entwicklungslehre steht, der hat auch das Bedürfnis, die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gruppen festzustellen. Er will ein geistiges Bild ihrer Stammformen entwerfen und will wissen, ob diese oder jene Art in ihren einzelnen Organen als primitiv oder als differenziert oder sekundär rückgebildet anzusehen ist. Wir werden auch stets Stammbäume aufstellen müssen, obwohl sie immer nur ein ungefähres Bild der Verwandtschaftsbeziehungen geben können und der steten Verbesserung und Erweiterung in Einzelheiten bedürfen, denn sie sind weiter nichts als der knappe, übersichtliche Ausdruck unserer theoretischen Ergebnisse. Sie sind den Kartenskizzen zu vergleichen, die jeder geographische Forschungsreisende entwerfen muß, wenn er in unbekannte Gebiete eindringt, und die trotz aller Unvollkommenheiten unentbehrlich sind. Die Konstruktion hypothetischer Stammbäume ist eine unabweisbare Konsequenz der Abstammungstheorie, und es ist bedauerlich, wenn Gelehrte sich zu dieser Theorie bekennen und trotzdem über jeden Stammbaum die Achseln zucken. Ein weiterer Wert solcher Konstruktionen besteht darin, daß sie zum Nachdenken anregen über die biologischen Ursachen, welche eine Familie nach dieser, eine andere nach jener Richtung umgestaltet haben, warum hier die Gliedmaßen, dort das Gebiß sich eigenartig veränderten und welche Anpassungen in jedem Falle vorliegen. Hier berührt sich die phylogenetische Forschung mit der experimentellen Biologie, welche einen Organismus den verschiedenartigsten, häufig sogar den unnatürlichsten Reizen aussetzt und dann feststellt, welche Veränderungen hierdurch bewirkt

1) Die in nächster Nähe gelegenen Anlagen längs der Saale führen diesen Namen.

werden, ob sie zweckmäßig oder unzweckmäßig sind und auf die Nachkommen übergehen oder nicht. Wir erkennen auf diesem Wege, welche Grade von Plastizität den einzelnen Tier- und Pflanzengruppen innewohnen und wir dürfen diese Ergebnisse dann auf die Phylogenie übertragen, um zu beurteilen, welche klimatische und sonstige Einflüsse bei einer stammesgeschichtlichen Reihe mitgewirkt haben mögen. Die Entwicklungsmechanik darf jedoch nicht, wie so häufig geschieht, überschätzt werden. Sie vermag unser Bedürfnis nach einer historischen Betrachtung und Einordnung der Lebewesen nicht zu befriedigen oder gar zu ersetzen. Sie ist, streng genommen, ein Zweig der Physiologie und gibt uns Aufschluß über die im einzelnen Individuum schlummernden Kräfte und Reaktionsmöglichkeiten; aber sie sagt nichts darüber aus, warum im Laufe der Erdgeschichte die Lebewelt zu immer höherer Organisation und Formenmannigfaltigkeit emporsteigen mußte, und welche Rolle die Veränderungen der Erdoberfläche (die wechselnde Verteilung von Wasser und Land und die Klimaschwankungen) sowie die Konkurrenz der Lebewesen untereinander hierbei spielten. Sie beschränkt sich zumeist auf die ontogenetischen Prozesse und läßt das große Gebiet der phyletischen Entwicklung unerörtert. Ich stehe der Entwicklungsmechanik nicht ablehnend gegenüber, sondern erkenne gern an, daß sie uns über die Möglichkeiten und Grenzen der organischen Anpassungsfähigkeit und über die Gesetze der Variabilität wertvolle Aufschlüsse geben kann, aber sie vermag die Methoden und Ziele der vergleichenden Morphologie und der historischen Betrachtungsweise nicht zu ersetzen. Beide Arbeitsrichtungen mögen daher friedlich und ohne einseitige Bevorzugung nebeneinander gefördert werden.

In jüngster Zeit wird ein neues Forschungsgebiet zwar von nur wenigen, dafür aber um so eifrigeren Biologen gepflegt, welches für die Deszendenztheorie von größter Bedeutung zu werden verspricht, die experimentelle Vererbungslehre. Um Ihnen nur einige Namen zu nennen, so sehen wir in England GALTON, PEARSON und BATESON mit einem Stabe von Schülern und Schülerinnen an der Arbeit, in Dänemark JOHANNSEN, in Holland DE VRIES, in Oesterreich TSCHERMAK und FRUWIRTH, in der Schweiz A. LANG, bei uns CORRENS, BAUR, HAECKER. Ganz besonders rührig sind die Amerikaner, welche in CASTLE und in DAVENPORT sehr erfolgreiche Forscher aufzuweisen haben. Rühmend ist auch hervorzuheben, daß die Amerikaner schon allen Nationen voran sind durch den Besitz einer schön eingerichteten „Experimental Station for Evolution“, welche durch die Mittel der CARNEGIE-Stiftung auf Long Island unterhalten wird und wo im größten Maßstabe derartige Kreuzungsversuche angestellt werden. Im allgemeinen haben sich die Botaniker dieser neuen Richtung mehr angenommen als die Zoologen, weil es für sie viel leichter ist, zahlreiche Bastarde zu erzeugen, um sie morphologisch zu vergleichen und die Zahlenverhältnisse der einzelnen Sorten festzustellen.

Es ist kaum nötig, auf die große Bedeutung solcher Vererbungsstudien einzugehen, da die Erfahrungen des täglichen Lebens eine zu beredte Sprache sprechen. Ob wir schön oder häßlich, lang- oder kurzlebig sind, als Optimisten oder als Pessimisten die Welt betrachten, uns durch Talente hervortun oder sie immer nur an anderen bewundern, alles dies hängt von der geheimnisvollen Qualität jener Substanzen ab, die in der winzigen Ei- und Samenzelle schlummern und bei der Befruchtung sich vereinigen. Noch wichtiger ist es, daß viele Erkrankungen (Gicht, Zuckerharnruhr, Fettsucht, Mißbildungen aller Art, viele Geisteskrankheiten) offenbar erblich sind und daß gerade diese letzteren zu dem für Juristen wie Philosophen gleich wichtigen Schluß zwingen, daß es eine wirkliche Willensfreiheit nicht gibt, sondern daß wir in unserem Denken, Fühlen und Wollen abhängen von der ererbten Beschaffenheit unseres Gehirns, die zu beeinflussen nur sehr wenig in unserer Macht steht. Endlich wissen die Landwirte seit Jahrhunderten, daß bei unseren Haustieren und Kulturpflanzen jede Art in eine oft sehr große Zahl erblicher Rassen zerfällt und daß durch Auslese der besten Sorten und durch Kreuzungen sich die Erträge und die Leistungen im Laufe der Zeit außerordentlich steigern lassen.

MENDELsche Vererbung.

Während diese medizinische, strafrechtliche und ökonomische Seite der Vererbungslehre oft erörtert worden ist, hat man sie bis jetzt wenig geprüft auf ihre allgemeine Bedeutung für die Abstammungstheorie. Hier ist zunächst hervorzuheben, daß es zwei Hauptformen der Vererbung gibt, die sich zwar nicht immer, aber doch in sehr vielen Fällen scharf unterscheiden lassen: die sogenannte mendelnde und die intermediäre Vererbung. Erstere wird genannt nach dem Augustinerpater des Königinnenklosters zu Brünn, GREGOR MENDEL, welcher in einer wichtigen Publikation 1866 feststellte, daß wenn zwei Individuen gekreuzt werden, die dasselbe Merkmal in zwei verschiedenen Ausgaben (D und R) besitzen — z. B. wenn die Farbe der Blüte bei dem einen rot, bei dem anderen weiß ist, oder wenn bei einem Säugetier die Haare des einen Elters lockig, des anderen straff sind — daß dann bei den Nachkommen diese beiden „antagonistischen" („allelomorphen") Eigenschaften nicht ein Mischprodukt geben, sondern immer unverändert wieder auftauchen, und zwar in einer ganz gesetzmäßigen Weise, welche durch das folgende Schema illustriert wird:

Eltern (P): D × R

1. Generation (F_1): D

F_2: **D** D D **R**

F_3: **D** **D** D D **R** **R**

d. h. wenn der eine Elter die Eigenschaft D, der andere die Eigenschaft R besitzt, so haben alle Kinder in der 1. Generation (F_1) den Charakter D. Dieser ist also in F_1 allein vorherrschend und wird deshalb der „dominante" genannt. Wird nun diese F_1-Generation unter sich gekreuzt, oder bei Pflanzen jedes Glied derselben durch Selbstbefruchtung vermehrt, so tritt in F_2 auf je 3 D-Individuen ein R-Individuum auf. Dieses Verhältnis von 3 : 1 wird die MENDELsche Proportion genannt. Untersucht man nun diese drei dominanten Exemplare auf ihre Erblichkeit, so erweisen sie sich als ungleich. Nur eins von ihnen (durch fetten Druck hervorgehoben) vererbt konstant, während die zwei andern in derselben Weise nach der MENDELschen Proportion „spalten" in 75 Proz. D und 25 Proz. R.

Die R-Formen werden wegen ihres selteneren Auftretens als die „rezessiven" bezeichnet. Die MENDELsche Vererbung wird auch wohl die „spaltende" oder die „alternative" genannt, weil ihr Hauptkennzeichen darin besteht, daß die elterlichen Eigenschaften nicht verschmelzen, sondern diese treten alternierend unter den Nachkommen wieder auf oder, anders ausgedrückt, die Nachkommen spalten sich immer wieder in D- und in R-Individuen.

In einzelnen Fällen zeigt sich eine geringfügige Modifikation dieser Vererbungsweise, der sogenannte Zeatypus, so genannt, weil er zuerst von CORRENS beim Mais beobachtet worden ist. Das Schema derselben ist:

$$
\begin{array}{ll}
P: & D \times R \\
F_1: & \widehat{DR} \\
F_2: & \mathbf{D} \quad \widehat{DR}\ \widehat{DR} \quad \mathbf{R} \\
F_3: & \mathbf{D} \quad \mathbf{D}\ \widehat{DR}\ \widehat{DR}\ \mathbf{R} \quad \mathbf{R}
\end{array}
$$

d. h. ist D eine rote Blüte und R eine weiße, so sind alle Blüten in F_1 rosa, stellen also eine Mischung von D und R dar, was durch die Bezeichnung $\widehat{DR}$ ausgedrückt werden soll. In F_2 hat die Hälfte der Individuen rosa Blüten, ein Viertel ist rot, ein Viertel weiß.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß bei der MENDELschen Vererbung zwei verschiedene Erscheinungen nebeneinander herlaufen, erstens die Prävalenz oder Dominanz, d. h. die Fähigkeit eines Merkmales, ein anderes zu unterdrücken, so daß dieses äußerlich nicht sichtbar wird, und zweitens die Spaltung, d. h. das in gesetzmäßigen Proportionen wiederkehrende Auftreten der elterlichen Merkmale in den folgenden Generationen. Wie der Zeatypus beweist, kann die Prävalenz unvollkommen sein, und ist daher nicht als das Wesentliche anzusehen. Die Hauptsache ist, daß die antagonistischen Merkmale keine dauernde Verbindung eingehen, sondern immer wieder unverändert zum Vorschein kommen. Hierfür hat schon MENDEL eine einleuchtende Erklärung gegeben, welche allgemeinen Beifall gefunden hat. Er nimmt an, daß die F_1-Individuen zwei ver-

schiedene Sorten von Keimzellen bilden, indem die eine nur D, die andere nur R erhält. Werden diese F_1 untereinander gepaart, so vermischen sich (D + R) Eier $\times$ (D + R) Samenfäden = DD + 2 DR + RR oder nach der äußeren Erscheinung 3 D + 1 R, wenn D vollständig über R prävaliert, während beim Zea-Typus die DR-Formen schon äußerlich sichtbar sind. Es ist wahrscheinlich, wenn auch keineswegs bewiesen, daß diese „Spaltung“ oder Verteilung der antagonistischen Merkmale auf verschiedene Keimzellen während der sogenannten „Reduktionsteilungen“ der reifenden Eier und Samenfäden stattfindet.

Hinsichtlich der Beurteilung der Prävalenzerscheinungen verdanken wir BATESON und seinen Schülern einen weiteren Fortschritt, indem diese zwischen echter Dominanz und zwischen „Epistase“ unterscheiden, weil es sich gezeigt hat, daß nur auf diese Weise sich die Verteilung mehrerer Eigenschaften auf die Nachkommen berechnen läßt. Als antagonistisch (allelomorph) gelten diejenigen Merkmalspaare, welche spalten, d. h. in verschiedene Keimzellen (Gameten) desselben Individuums wandern; jedes solches Paar besteht aus einer dominanten und einer rezessiven Eigenschaft, und zwar gilt das Vorhandensein einer Eigenschaft als dominant, ihr Fehlen als rezessiv. Der dominante Faktor wird nach der neueren Schreibweise durch große, der rezessive durch kleine Buchstaben bezeichnet, z. B. C = Faktor, welcher Farbe (Pigment) sichtbar werden läßt, c = Fehlen von C = Albinismus. Vereinigen sich nun bei der Befruchtung zwei oder mehrere dominante Eigenschaften, so kann eine prävalieren, d. h. allein sichtbar sein. Sie wird dann als epistatisch bezeichnet, während die verdeckten hypostatisch genannt werden. Bei dieser „presence-and-absence“-Hypothese wird man anzunehmen haben, im Gegensatz zu BATESON und HAGEDOORN, welche den rezessiven Zustand als wirkliche Abwesenheit des betreffenden Faktors deuten; daß das Fehlen einer Eigenschaft durch ein bestimmtes materielles Teilchen bedingt wird, während der positive Zustand hervorgerufen wird, indem noch ein neues Körperchen x, etwa ein Enzym, hinzutritt; also z. B. c = die Pigmentanlagen werden gehemmt, daher weiße Farbe; c + x = C = die Pigmente gelangen zur Entfaltung. So allein ist es verständlich, daß häufig durch das Zusammenwirken mehrerer rezessiver Erbeinheiten eine bestimmte Eigenschaft ausgelöst wird, z. B. hellbraune Farbe der Mäuse durch C g b d (s. weiter unten), der einfache Kamm der Hühner durch p r. Es wäre richtiger, jenes Körperchen, welches einem Merkmalspaar zugrunde liegt, als „Grundfaktor“ zu bezeichnen; er ist rezessiv und aus ihm geht durch Hinzutritt eines „Supplements“ der dominante Zustand hervor. Die „presence-and-absence-Theorie“ ist daher richtiger als „Grundfaktor-Supplement-Theorie“ zu bezeichnen. Ich habe im Gespräch mit Züchtern öfters gefunden, daß es ihnen schwer verständlich erscheint, wie durch zwei rezessive Erbeinheiten, also durch zwei fehlende Eigenschaften, ein positives Merkmal erzeugt werden soll.

Dieser begreifliche Irrtum wird durch die vorgeschlagene Fassung vermieden. Da es Fälle gibt, in denen der Mangel einer Eigenschaft dominiert über den Besitz derselben (so z. B. bei Gerste grannenlos über begrannt, bei Helix hortensis ungebändert über gebändert, bei manchen Rindern ungehörnt über gehörnt), so wird man annehmen müssen, daß das Supplement zuweilen auch hemmend, aufhebend wirken kann. Es wäre z. B. „gebändert“ + x in der äußeren Erscheinung = ungebändert. Wir müssen vermuten, daß immer das Vorhandensein des Supplements dominiert über das Fehlen desselben, gleichviel, ob der Grundfaktor durch das Supplement einen positiven oder einen negativen Charakter erhält.

Um den Gegensatz zwischen der alten und der neuen Schreib- und Berechnungsweise klar zu machen, wählen wir ein einfaches Beispiel, die Kreuzung einer schwarzen Maus (s) mit einer weißen (w).

Alte Berechnung: P: $s \times w$

F_1: $s(w)$

F_2: $ss + 2\,s(w) + ww$

Das Charakteristische ist, daß jede Farbe (schwarz, weiß) als eine besondere Erbeinheit angesehen wird.

Neue Berechnung: P: $CS \times cS$

F_1: $CcSS$

F_2: $CS + cS \times CS + cS = CS + 2\,CcSS + cS$

Jede Farbe gilt als zusammengesetzt aus mehreren Erbeinheiten, eine Hypothese, welche CUÉNOT zuerst mit Erfolg vertreten hat, und die zurzeit schon eine solche Sicherheit besitzt, daß wir sie kurz als „Komplextheorie“ bezeichnen können, weil ein äußerlich einheitliches Merkmal auf einen Komplex von Erbfaktoren zurückgeführt wird.

Der Vorteil der neueren Ausdrucksweise besteht darin, daß man nie im Zweifel darüber ist, welche Eigenschaft dominiert und wie viele latente rezessive Anlagen vorhanden sein können, und daß sich daraus auch die Zahl der möglichen Gameten und damit eine sichere Berechnungsmethode der nächsten Generation ergibt. Nach den schönen Untersuchungen von Miss DURHAM (1908), deren Resultate ich größtenteils bestätigen kann, setzt sich die Farbe der nichtgelben Rassen der Hausmäuse aus 4 dominanten (C, G, B, D) und 4 rezessiven (c, g, b, d) Faktoren zusammen, welche folgende Bedeutung haben: C bedingt das Sichtbarwerden der Pigmentanlagen, c = Albino; G bewirkt, daß der gelbe Farbstoff sich besonders an den Enden der Wollhaare ansammelt, während der basale Abschnitt mehr oder weniger dunkel erscheint; g = Fehlen dieses Verteilungsfaktors, d. h. das Haar ist ziemlich gleichmäßig pigmentiert und ohne gelbe Endbinde. B = der körnige braune Farbstoff lagert sich dicht zusammen und

erzeugt dadurch eine schwarze (black) Farbe; b = der braune Farbstoff ist locker angeordnet und erzeugt eine bräunliche oder gelbe Farbe. D = der braune Farbstoff ist sehr reichlich (dense) vorhanden, d = er kommt weniger reichlich (dilute = verdünnt) vor.

DURHAM stellt nun folgende „Erbformeln“ für die nichtgelben Rassen auf:

wildfarbig (grey oder agouti)	= C G B D
zimtfarbig (cinnamon agouti)	= C G b D
schwarz	= C g B D
blau(schwarz)	= C g B d
schokoladig	= C g b D
„silverfawn“, hellbraun	= C g b d

Es läßt sich nun sofort übersehen, welche Faktoren latent vorhanden sein und daher bei Kreuzung inter se in der nächsten Generation zum Vorschein kommen können. Eine wildfarbige Maus kann die Formel haben: CGBD oder CcGBD oder CGgBD oder CcGgBD oder CGBbD oder CcGBbD oder CcGgBbD oder CGgBbD oder sie kann endlich in allen diesen Formeln auch noch d enthalten. Immer wird die dominante, durch den großen Buchstaben angedeutete Erbeinheit den rezessiven, durch den kleinen Buchstaben veranschaulichten Faktor verdecken. Ist von einem Merkmalspaar nur ein Stück vorhanden, so ist das Individuum nach BATESONs Terminologie „homozygot“ (z. B. CGBD, Cgbd); sind beide anwesend, so ist es „heterozygot“ und muß dann bei der Gametenbildung spalten (z. B. bildet CGgBD die Gameten CGBD und CgBD), also verschiedenfarbige Nachkommen erzeugen. Wir verstehen also auf Grund der MENDELschen Regel, der Grundfaktor-Supplementtheorie und der Komplextheorie folgendes:

1. Warum äußerlich gleich erscheinende Individuen sich hinsichtlich der Vererbung ganz verschieden verhalten, indem sie keine oder eine sehr wechselnde Zahl von rezessiven Anlagen enthalten können.

2. Jede Rasse, welche ein Merkmal durch mehrere Generationen rein vererbt, muß bezüglich dieses Merkmals homozygot sein; züchtet es nicht konstant, so muß es heterozygot sein. Dieser Satz erleidet nur bei den Albinos eine Ausnahme: eine weiße Maus von der Zusammensetzung c G g B D züchtet rein, obwohl sie heterozygot veranlagt ist.

3. Beruhen mehrere Eigenschaften auf demselben Komplex von Erbeinheiten, wie jene Haarfarben der Hausmäuse, so läßt sich aus der Erbformel sofort entnehmen, in welchem Verhältnis von Epi- resp. Hypostase sie zueinander stehen, mit anderen Worten, welche Rassen aus einer gegebenen Sorte entstehen können und welche nicht. In jener Skala kann wildfarbig nur aus wildfarbig, schwarz

nur aus schwarz oder wildfarbig, blau aus blau, schwarz oder wildfarbig, hellbraun aus jeder der höherstehenden Farben hervorgehen.

4. Gehören zwei Eigenschaften nicht zu demselben Komplex von Erbeinheiten, so läßt sich nicht aus der Erbformel ersehen, sondern nur durch das Experiment feststellen, welche von ihnen prävaliert und ob dies überhaupt der Fall ist.

Vertiefen sich auf diese Weise unsere Einblicke in den Vererbungsmechanismus erheblich, und verstehen wir namentlich, warum von äußerlich gleichen Geschöpfen das eine konstant, das andere inkonstant vererbt, so darf nicht geleugnet werden, daß die Komplextheorie auf gewisse Schwierigkeiten stößt; man muß nach ihr erwarten, daß die Erbeinheiten in allen Kombinationen auftreten können, und daß jede Kombination auch ihr besonderes morphologisches Gepräge besitzt und sich erkennen läßt. Dies letztere ist nun aber nicht immer der Fall: wie weiter unten ausgeführt werden wird, lassen sich die Mäuserassen mit D nicht immer äußerlich scharf trennen von den zugehörigen Sorten mit d. Es ist zu hoffen, daß in solchen Fällen genauere Untersuchungen, vielleicht mit Hilfe des Mikroskops, sichere Unterscheidungsmittel an die Hand geben werden, die möglicherweise nur in einem bestimmten Alter wahrnehmbar sind. Die meisten Mäuserassen verändern sich im Farbenton während des Lebens, und zwar treten die gelben und braunen Töne bei älteren Tieren mehr hervor und werden intensiver, leuchtender. Es wäre aber auch möglich, daß gewisse Kombinationen sich überhaupt nicht äußerlich unterscheiden lassen, sondern nur auf dem sehr umständlichen Wege des Züchtungsexperiments. Zu diesem Ergebnis ist NIELSSON-EHLE (1909, p. 71) bei seinen interessanten Getreidestudien gelangt. Die rote Kornfarbe des schwedischen Sammetweizens beruht nach ihm auf drei selbständigen Einheiten, von denen jede allein die rote Farbe erzeugen kann. Die Intensität der Rotfärbung hängt dabei nicht ab von der Zahl der Einheiten, sondern ungefähr die gleiche äußere Erscheinung kann durch verschiedene Faktoren hervorgerufen werden. Desgleichen steht es fest, daß äußerlich gleiche Albinos von Mäusen, Meerschweinchen und Kaninchen ganz verschiedene Anlagen enthalten können.

Die DURHAMschen Resultate kann ich auf Grund sehr zahlreicher Kreuzungen bestätigen, nur in einem Punkte weiche ich von ihr ab: meine silberfarbigen Mäuse haben nicht die Erbformel C g b d, sondern C y g B D oder C y g B d. Auf die Bedeutung des y gehe ich sogleich ein, hier sei nur die Anwesenheit von B betont, so daß sie also den blauen DURHAMschen entsprechen würden. Diese besitzen aber schwarze Augen, während meine silberfarbigen rotäugig sind. Auch wird niemand auf die Idee kommen, sie blau zu nennen, denn sie sind in der Jugend rein silbergrau und bekommen später entweder einen gelbgrauen, rostfarbigen Hauch oder werden steingrau. Daß sie B enthalten, folgt aus der

Kreuzung mit zimtfarbigen (ge_2^s), welche wildfarbige (wi^s) und graugelbe ($grge^r$) Nachkommen liefert (Exponent ^{s} = schwarze Augen, ^{r} = rote Augen), z. B.:

Paarung No. 340: ♂ 1047 ge_2^s × ♀ 884 si^r = 1 wi^s + 3 $grge^r$

" " 348: ♂ 358 ge_2^s × ♀ 998 si^r = 2 wi^s + 4 $grge^r$.

Dies Resultat muß eintreten, wenn ge_2^s = YyGbD, si^r = ygBD, wi^s = YGBD und $grge^r$ = yGBD ist. Bei der geringen Zahl von Nachkommen kann die Zahl der grge leicht zu hoch ausfallen im Verhältnis zu wi (3 : 7 statt 1 : 1).

Bei Paarung No. 326 trat neben wi^s auch schwarz (s^s) auf, was ebenfalls beweist, daß si^r B enthalten muß:

♂ 879 ge_2^s × ♀ 995 si^r = 3 s^s + 1 wi^s

YGgbD ygBD YgBD YGBD.

Da nun weiter die „silverfawn mice" der Miss DURHAM auf der Abbildung von BATESON (MENDELS Principles etc., Plate II, fig. 6) mit schwarzen Augen dargestellt werden, während meine Silbermäuse immer rote haben, so nehme ich an, daß es sich hier um zwei ganz verschiedene Rassen handelt; darin bestärkt mich der Umstand, daß neuerdings unter meinen braunen Mäusen einige etwas heller gefärbte aufgetreten sind, die wahrscheinlich mit den silverfawns identisch sind.

Ich lasse hier nun eine Uebersicht aller einfarbigen Mäuserassen und ihrer Erbformeln folgen, wobei ich vorausschicke, daß man zu den 4 DURHAMschen Determinantenpaaren noch ein fünftes (Y, y) annehmen muß, um die gelben und die rotäugigen Sorten zu verstehen. Y bewirkt sehr reichliches dunkelkörniges Pigment, wodurch die Spitzen der Grannenhaare schwarz oder braun werden, y hingegen hindert die Entwicklung des dunklen Farbstoffs, so daß jene Spitzen wenig oder gar kein Pigment enthalten; überhaupt sind die y-Rassen viel pigmentärmer. Die rote Augenfarbe ist immer korrelativ an y, die schwarze an Y gebunden; y muß also die Fähigkeit haben, trotz Gegenwart von C in den Augen das Pigment zu unterdrücken. Die Albinos hingegen haben immer rote Augen, weil bei ihnen C fehlt. Zu jeder D-Rasse mit konzentriertem Pigment gehört eine blassere, weniger intensiv gefärbte d-Form. doch war es mir bisher nicht möglich, bei den reingelben und weißgelben Rassen beide Sorten äußerlich immer mit Sicherheit zu unterscheiden, wie denn überhaupt das Verhältnis der D- und der d-Formen noch genauerer Untersuchung bedarf.

Wir können, wie nachstehende Liste zeigt, 16 einfarbige Mäuserassen verschiedener Färbung unterscheiden, denen ebensoviele verschiedene Erbformeln entsprechen. Da letztere c enthalten können statt C, so muß es 16 Albinos von verschiedener gametischer Zusammensetzung geben, also in Summa 32 homozygotische Erbformeln. Indem hierzu ein Faktor für Vorhandensein oder Fehlen von Scheckung kommen kann (P, p nach der Bezeichnung von DURHAM), steigt

Erbformeln der einfarbigen Mäuserassen.

No.	Farbenbezeichnung	Abkürzung	Gametische Formel	Bemerkungen
		I. schwarzäugig		
1	gelb wildfarbig	$D\,wi^s$	C Y G B D	
2	dunkel wildfarbig	$d\,wi^s$	C Y G B d	
3	zimtgelb (cinnamon)	$D\,ge_2^s$	C Y G b D	
4	braungelb[1]	$d\,ge_2^s$	C Y G b d	
5	glänzendschwarz	$D\,s^s$	C Y g B D	äußerlich schwer unterscheidbar
6	mattschwarz [blau[2]) von DURHAM]	$d\,s^s$	C Y g B d	
7	schokoladenbraun	$D\,schoc^s$	C Y g b D	äußerlich wenig unterschieden
8	hellbraun (silverfawn von DURHAM)	$d\,schoc^s$	C Y g b d	
		II. rotäugig		
9	rötlich graugelb	$D\,grge^r$	C y G B D	
10	graugelb	$d\,grge^r$	C y G B d	
11	gelb	$D\,ge^r$	C y G b D	äußerlich schwer unterscheidbar
12	hellgelb	$d\,ge^r$	C y G b d	
13	gelbsilbern	$D\,si^r$	C y g B D	
14	hellsilbern	$d\,si^r$	C y g B d	
15	weißgelb	$D\,wge^r$	C y g b D	
16	hellweißgelb	$d\,wge^r$	C y g b d	
17 bis 32	Albinos (weiß)	w	c - - - -	16 verschiedene, äußerlich gleiche Sorten = No. 1—16, aber mit c statt C

diese Zahl auf 64, wodurch außerordentlich viele heterozygotische Kombinationen ermöglicht werden. Die gelben Mäuse werden von CUÉNOT und MORGAN als regelmäßig inkonstant züchtend angesehen. Ich muß HAGEDOORN (1909) beipflichten, daß diese Ansicht nicht richtig ist. Ich habe von ge_2^s, $grge^r$, ge^r und wge^r Stämme, welche völlig rein züchten. Die weißgelben züchten sogar immer rein, wenigstens für den Augenschein, da es schwer hält, die D wge von den d wge zu unterscheiden. Im Zoolog. Anzeiger (1910, p. 634—649) habe ich eine Anzahl von Kreuzungen publiziert, welche beweisen, daß jene Erbformeln richtig sind, da ich bei ca. 400 Paarungen nicht eine beobachtet habe, welche ihnen widerspricht, d. h. unter den Nachkommen Farben ergeben hätte, welche nach jenen Formeln nicht auftreten durften. Freilich konnte ich die Berechnungen aus Mangel an Individuen nicht immer soweit durchführen, daß auch die berechneten Prozente der einzelnen Farben mit den beobachteten sehr genau übereinstimmten. Durch jene Formeln ist, wie ich glaube, das vielbearbeitete Problem der Erblichkeit der Mäuserassen gelöst, denn es muß das Ziel der modernen Vererbungs-

1) Im Zool. Anzeiger, Bd. 35, 1910, No. 20 habe ich diese Farbe weniger zutreffend als rotzimtgelb bezeichnet.

2) Die DURHAMsche Bezeichnung „blue“ ist nicht gut gewählt, aber vielleicht von den Züchtern übernommen worden. Das Schwarz ist weniger glänzend als bei No. 5, mit einem Stich ins Graue.

forschung sein, für die untersuchten Arten und Varietäten Erbformeln auszuarbeiten, mit denen sich die Kreuzungsergebnisse im voraus berechnen lassen. Die Hausmaus ist das in dieser Hinsicht am besten bekannte Tier, denn es gibt kein anderes Tier, bei dem wir 17 äußerlich verschiedene Rassen bezüglich ihrer Erbeinheiten so genau kennen wie hier. Die Botaniker haben für die Blütenfarben von *Lathyrus odoratus, Matthiola-* und *Antirrhinum-*Arten ebenfalls Erbformeln ausgearbeitet, jedoch fehlt es noch an einer zusammenfassenden Uebersicht der verschiedenen Rassen dieser Arten. Es ist natürlich möglich, daß noch weitere einfarbige Mäuserassen gefunden werden, die dazu zwingen, noch mehr als 10 Erbeinheiten zu unterscheiden. Für die von mir untersuchten ca. 1600 Tiere kommt man jedoch mit obigen Formeln aus und sie gestatten uns auch, eine Anzahl theoretischer Fragen zu erörtern.

Zuvor aber noch einige Worte über die Erbformeln anderer Forscher. HAGEDOORN (1909 a) hat einige Formeln aufgestellt, welche ich nicht für richtig halte. Die Kreuzungsresultate, welche er anführt, sind nicht beweisend, denn er gibt nicht an, wie viele Junge aus jeder Paarung hervorgingen. Es ist selbstverständlich, daß aus einer geringen Zahl von Nachkommen die gametische Konstitution sich nicht ableiten läßt, da manche Kombinationen nur selten auftreten. Er nimmt 3 Faktoren an für die drei Pigmente schwarz (= s), braun (= br) und gelb (= ge), was ich nicht billige, weil zwischen schwarz und braun kein scharfer Unterschied unter dem Mikroskop zu finden ist. In meinen Formeln bezeichnet B den Besitz von schwarzem, braunem und gelbem Pigment, ist also = s + br + ge, während b = br + ge ist. Ferner zerlegt HAGEDOORN den Faktor G, welcher die gelbe Endbinde hervorruft, in einen „inhibiting factor" (I) und einen „marking factor" (M). I soll die Pigmentbildung hemmen, während M jene besondere Verteilung bewirkt. HAGEDOORN schreibt die Farbenrassen so:

wildfarbig	=	s + br + ge + I + M
graugelb	=	s + br + ge + I
black and tan	=	s + br + ge + M
cinnamon agouti	=	br + ge + M + I
schwarz	=	s + br + ge
orangegelb	=	br + ge + I
andere gelbe Rassen	=	ge + M + I
	=	ge + I
	=	ge + M
	=	ge

Gegen diese Formeln lassen sich mancherlei Einwände erheben. Die graugelben (grge) und die orangegelben, welche meinen ge entsprechen, haben eine deutliche gelbe Endbinde und müßten daher M in der Formel führen. Die Formeln grge = s + br + ge + I und ge = br + ge + I können schon aus diesem Grunde

nicht richtig sein. Nach HAGEDOORN soll ferner die Kreuzung graugelb (sooty yellow) × schwarz = s + br + ge + I × s + br + ge nur graugelbe Junge liefern. In Wirklichkeit erzeugt sie aber graugelbe + wildfarbige, wie nach meinen Formeln zu erwarten ist. Z. B:

Kasten 17. ♂968 s^s × ♀772 $grge^r$ = C Y y g B D × C y G B D = 1 wi^s : 1 $grge^r$
beobachtet: 2 wi^s + 5 $grge^r$

Dabei ist nicht zu bezweifeln, daß wir unter „graugelb" und „sooty yellow" dieselbe Rasse meinen, denn sie ist so charakteristisch, daß sie mit keiner anderen zu verwechseln ist.

Die Kreuzung orange × schwarz = br + ge + I × s + br + ge muß s + br + ge + I = graugelb ergeben, während nach HAGEDOORN „orange young" geworfen wurden. Hier steht der Verfasser mit seinen eigenen Formeln im Widerspruch. Nach meinen Formeln kann das Resultat einer solchen Kreuzung sehr verschieden sein, was mit den Beobachtungen übereinstimmt.

Kasten 38. s × ge = C Y y g B D × C y G g b D = 1 wi : 1 grge : 1 s : 1 si
beobachtet: 5 „ + 3 „ + 2 „ + 1 „
berechnet : 2,7 „ : 2,7 „ : 2,7 „ : 2,7 „

Kasten 46. s × ge = C Y y g B D × C y G b D = 1 wi : 1 grge
beobachtet: 3 „ + 5 „
berechnet : 4 „ : 4 „

Andere Möglichkeiten habe ich bis jetzt nicht beobachtet, doch genügen diese Beispiele, um die Irrigkeit der HAGEDOORNschen Formeln darzutun, da hiernach orange × schwarz nur graugelb ergeben darf. Da HAGEDOORN bei dieser Kreuzung ge-Junge erhielt, so muß er gepaart haben: s × ge = C Y y g B b D × C y G b D = 1 wi : 1 grge : 1 cinn. : 1 ge. Er hat jedoch offenbar von diesen 4 Farben nur die eine beobachtet. Unser Autor steht noch durch eine andere Angabe mit sich selbst in Widerspruch: ge + I × s + br + ge soll „yellow young" gebracht haben, während sooty yellow auftreten mußten. Da endlich HAGEDOORN keine Angaben über die F_2-Generationen gemacht hat und sich aus seinen Formeln gar nicht entnehmen läßt, wie sie in F_2 spalten müssen, so dürfte die Irrigkeit und Unbrauchbarkeit dieser Formeln zur Genüge dargetan sein.

CUÉNOT hat seit ca. 9 Jahren sich mit der Erblichkeit der Farbenrassen des *Mus musculus* beschäftigt und seine Resultate in einer Reihe kleinerer Abhandlungen niedergelegt, von denen die wichtigsten 1905, 1907, 1909 erschienen sind. Seit 1904 hat er auch „formules héréditaires" aufgestellt und in ihnen die wichtige Erkenntnis zum Ausdruck gebracht, daß jede Farbennuance von mehreren Erbeinheiten hervorgerufen wird. Obwohl ihm somit das Verdienst zugeschrieben werden muß, die richtige theoretische Grundlage für derartige Untersuchungen und Berechnungen geschaffen zu haben, sind seine Erbformeln doch nicht genau,

sondern stellen eine Mischung von Wahrheit und Irrtum dar. Sehen wir ab von den gescheckten Sorten und von den Tanzmäusen, so unterscheidet CUÉNOT, wie ich, 10 Erbeinheiten und man könnte daher glauben, daß wir beide dieselben Determinanten meinen und sie nur mit verschiedenen Buchstaben bezeichnen. Das ist aber nicht der Fall, sondern die Gegensätze unserer Auffassungen sind tiefer, wenngleich nicht prinzipieller Natur. CUÉNOT nimmt folgende Faktoren an:

C = Pigmentbildung.	A = Pigmentverhinderung.
F = reichliches Pigment.	D = verdünntes Pigment.
M = schwarzes Augenpigment.	E = rote Augen ohne Pigment.
G' = graue Haarfarbe „blanc roux sous le ventre".	G = grau „à ventre blanc".
I = gelbe Haarfarbe.	
N = schwarze Haarfarbe.	

Eine nähere Prüfung zeigt, daß hierbei identisch sind:

bei CUÉNOT	C	A	F	D	M	E
bei mir	C	c	D	d	Y	y

Die übrigen Faktoren sind jedoch bei uns beiden verschieden. Damit die Gegensätze deutlich hervortreten, lasse ich die Erbformeln von uns beiden hier nebeneinander folgen:

CUÉNOT		PLATE	
Formel	Bezeichnung	Formel	Bezeichnung
CG'FM	gris à ventre blanc roux	CYGBD	D wi^s
CG FM	gris à ventre blanc	CYGBd	d wi^s
CN FM	noir	CYgBD	D s^s
CI FM	soll nur als heterozygot existieren		
CG'DM	gris doré à ventre blanc roux	CYGbD	D ge$_2^s$
CG DM	gris doré à ventre blanc	CYGbd	d ge$_2^s$
CN DM	brun	CYgbD	D schoc^s
CI DM	?		
CG'FE	fauve (plus ou moins clair), yeux rouge clair	CyGBD	D grge^r
CG FE	fauve (jaune sale), yeux rouge foncé	CyGBd	d grge^r
CN FE	gris perle	CygBD	D si^r
CI FE	jaune vif	CyGbD	D ge^r
CN DE	café au lait	CygbD	D wge^r
CG DE	} inconnu		
CG'DE			
CI DE			

Ich glaube nicht, daß in dieser Gegenüberstellung Irrtümer enthalten sind, denn für jemanden, der sich jahrelang mit den Mäuserassen beschäftigt hat, sind die kurzen CUÉNOTschen Farbenbezeichnungen kaum mißzuverstehen. Die Erbformeln dieses Autors enthalten zweifellos manches Richtige und daher lassen sich auch manche MENDELsche Berechnungen korrekt mit ihnen ausführen, da es hierbei ja nicht immer auf Vollständigkeit der Erbeinheiten ankommt, sondern darauf, daß Dominanz und Rezession richtig erkannt sind. Dies ist CUÉNOT ge-

lungen für die folgenden Verhältnisse[1]): C ⟩ A, F ⟩ D, M ⟩ E, G' ⟩ G ⟩ N, und da er hierin den wahren Zusammenhang aufgedeckt hat, so stehen manche Formeln zueinander in dem richtigen Verhältnis, so z. B. CG'FM : CGFM, oder CG'FM : CNFM, oder CNFM : CNFE. Trotzdem entspricht nicht eine von diesen Formeln völlig der Wahrheit und sie werden daher sehr oft dazu führen, daß die beobachteten und die berechneten Ergebnisse nicht miteinander übereinstimmen. Das ist auch wohl der Grund, warum CUÉNOT bis jetzt nur so wenige seiner Kreuzungen mit den beobachteten und berechneten Zahlen bekannt gegeben hat. Ich lasse jetzt die wichtigsten Gründe, welche gegen die CUÉNOTschen Formeln sprechen, folgen, will mich aber hierbei kurz fassen, da eine eingehende Diskussion nur in der ausführlichen Publikation unter beständigem Hinweis auf die Kreuzungsresultate erfolgen kann.

a) CUÉNOT bezeichnet jede einfarbige Rasse mit 4 Determinanten. Da aber C den Charakter der Farbe nicht beeinflußt, so hängt jede Farbe nach ihm eigentlich nur von 3 Faktoren ab, z. B. Wildfarbe = G'FM oder GFM, gris perle = NFE, weißgelb (café au lait) = NDE. Meine Berechnungen, von denen bis jetzt nur ein kleiner Teil im Zool. Anzeiger 1910, No. 20, veröffentlicht wurde, beweisen aber, daß jede Farbenrasse (abgesehen von C) durch 4 Faktoren bestimmt wird, denn nur unter dieser Annahme stimmen die beobachteten und die berechneten Resultate in hohem Maße überein.

b) Man kann M (CUÉNOT) = Y (PLATE) und E = y setzen, um eine größere Uebereinstimmung zwischen beiden Formelreihen zu erzielen, muß sich aber darüber klar sein, daß Y und y echte Determinanten der Haarfarbe sind, die aber gleichzeitig auch auf das Pigment der Augen einwirken und so eine korrelative Verknüpfung bewirken. Y fördert, y hemmt das Pigment der Haare und der Augen. Eine Hemmung kann auch durch c erfolgen, weshalb alle Albinos rote Augen haben.

c) Der CUÉNOTsche Faktor I ist nicht vorhanden, daher mußte unser Autor die Hilfshypothese aufstellen, daß CIFM nur als Heterozygot existieren könne, worauf ich weiter unten bei der Besprechung der Gametenreinheit zurückkomme, und deshalb mußte er CIDM und CIDE als „inconnu" registrieren. I ist nicht etwa identisch mit b, wie ein Vergleich der verschiedenen Formeln zeigt.

d) Daher kann auch nicht, wie CUÉNOT behauptet, I über G', G und N dominieren. Wie zahlreiche Kreuzungen beweisen, dominiert gelb nicht über wildfarbe, sondern das Verhältnis ist umgekehrt (vergl. weiter unten).

e) CUÉNOT hat das Verhältnis der Intensitätsabstufungen (D : d, resp. nach CUÉNOT F : D) nicht richtig erkannt. Das verdünnte Schwarz ist nicht = Braun,

1) ⟩ bedeutet: dominiert über.

sondern ein mattes, schwer zu unterscheidendes Schwarz; verdünnte Wildfarbe ist nicht gris doré, sondern die beiden Nuancen, die intensive und die verdünnte, hat CUÉNOT bei der Wildfarbe mit G' und G bezeichnet, ebenso bei gris doré und bei fauve, weshalb die G-Formen nicht gleichzeitig mit F bezeichnet werden durften.

f) Als Beweis, daß die CUÉNOTschen Formeln zu falschen Resultaten führen können, sei auf folgende Kreuzungen aufmerksam gemacht.

Gris perle × jaune vif (si^r × ge^r) muß geben nach:

CUÉNOT: CNFE × CIFE = $\frac{\text{CIFE}}{\text{N}}$ = jaune vif.

PLATE: CygBD × CyGbD = CyGgBbD = graugelb.

Graugelb ist nach CUÉNOT = CG'FE oder CGFE, darf also nicht erscheinen, da keiner der Eltern G' oder G enthält. Ich machte folgende, etwas kompliziertere, aber ebenso beweisende Kreuzungen:

Kasten 22. si × ge = CygBbD × CyGbD = 1 CyGgBbD : 1 CyGgbD =
1 grge : 1 ge
beobachtet: 4 „ : 2 „
berechnet: 3 „ : 3 „

Kasten 67. si × ge = CygBbD × CyGgbD =
1 si : 1 grge : 1 ge : 1 wge
beobachtet: 8 „ + 5 „ + 4 „ + 8 „
berechnet: 6,25 „ : 6,25 „ : 6,25 „ : 6,25 „

Ein anderes Beispiel:

Fauve × jaune vif (grge × ge) muß geben nach:

CUÉNOT: CG'FE × CIFE = $\frac{\text{CIFE}}{\text{G'}}$ = jaune vif.

PLATE: CyGBD × CyGbD = CyGBbD = graugelb.

Ich verweise auf folgende Kreuzungen:

Kasten 14. CyGBbD × CyGbD = 1 $grge^r$: 1 ge^r
beobachtet: 3 „ + 1 „
berechnet: 2 „ : 2 „

Kasten 45. CyGBD × CyGbD = $grge^r$ (4 Stück)

Kasten 28. CyGgBbD × CyGgbD = 3 grge : 3 ge : 1 si : 1 wge
beobachtet: 3 „ + 4 „ + — + 1 „

also 1 ge zu viel und dafür 1 si zu wenig.

g) Endlich haben die CUÉNOTschen Formeln den Nachteil, daß nur große Buchstaben zur Bezeichnung der Determinanten verwandt wurden und die Glieder eines allelomorphen Paares nicht an der Schreibweise zu erkennen sind. Das erschwert die Handhabung außerordentlich. Auf einem Schreibfehler beruht es

wohl, wenn 1909, p. 49, CG'MF „gris à ventre blanc" genannt wird, während diese Rasse 1907, p. XII, ganz richtig als „blanc roux sous le ventre" geschildert wird.

Prävalenzregel.

In der ersten Zeit der rationell betriebenen Kreuzungsversuche hat man besonderen Wert darauf gelegt, festzustellen, in welchem Prävalenzverhältnis die korrespondierenden Eigenschaften zweier Rassen zueinander stehen, welche von ihnen imstande sind, eine andere in F_1 völlig zu verdecken. Wie schon hervorgehoben, nannte man erstere ursprünglich die dominanten, die unterdrückten die rezessiven, während jetzt die Ausdrücke epi- und hypostatisch dafür gebraucht und Dominanz resp. Rezession nur auf diejenigen zusammengehörigen Merkmale angewandt werden, welche sich bei der Gametenbildung voneinander trennen und in verschiedene Keimzellen desselben Individuums einwandern. Es hat sich nun herausgestellt, daß sich keine feste Regel aufstellen läßt, welche Eigenschaften epi- und welche hypostatisch sind, sondern daß nur das Experiment hierüber entscheidet. Keineswegs haben die phyletisch älteren Merkmale eine größere Tendenz zur Epistase als die jüngeren, wohl aber läßt sich mit DAVENPORT behaupten, daß im allgemeinen die komplizierten Eigenschaften, diejenigen, welche irgendein Plus besitzen, die einfacheren in F_1 zu unterdrücken vermögen. Ich nenne hier nur einige Beispiele, wobei $\rangle$ = epistatisch über bedeuten soll und verweise im übrigen auf BATESONs neuestes Werk.

Hühner. Erbsenkamm und Rosenkamm $\rangle$ einfacher Kamm, enge Nasenlöcher $\rangle$ weite, gewöhnlicher Schädel $\rangle$ domartiger Auswuchs bei Houdans, Kopfhaube $\rangle$ glatter Kopf, normale Feder $\rangle$ Seidenfeder, Schwanzfedern $\rangle$ Fehlen des Schwanzes, Albinismus $\rangle$ pigmentiertes Gefieder.

Mäuse. Wildfarbe $\rangle$ schwarz $\rangle$ braun $\rangle$ weiß, einfarbig $\rangle$ gescheckt, geringe Scheckung (wenig weiß, viel Pigment) $\rangle$ starke Scheckung, konzentriertes Pigment $\rangle$ verdünntes, z. B. schwarz $\rangle$ blau, braun $\rangle$ hellbraun.

Für den Menschen sind die Untersuchungen noch recht unvollkommen und bewegen sich namentlich auf dem Gebiete der pathologischen [1]) Variationen, immerhin aber konnten DAVENPORT und seine Gattin feststellen, daß bei den Kopfhaaren wellig und lockig $\rangle$ straff ist. Ferner ist bei der Farbe der Regenbogenhaut im Auge der pigmentreichere Zustand $\rangle$ pigmentärmeren, daher ist schwarz $\rangle$ braun $\rangle$ grau $\rangle$ blau; die blauen Augen besitzen nämlich überhaupt kein Pigment, sondern die Farbe kommt zustande durch Reflexion des Lichts, ähnlich wie das Blau des Himmels hervorgerufen wird, indem die kleinsten Staubteilchen

1) Die beste Zusammenstellung der Erblichkeit von pathologischen Variationen findet sich in BATESON, Mendels Principles of Heredity, Cambridge, 1909, Kap. XII. Neuerdings hat DAVENPORT, EUGENICS, New York, H. Holt, 1910, weiteres Material erblicher Krankheiten verarbeitet.

der Luft die Lichtstrahlen zurückwerfen. Graue Augen verhalten sich wie blaue, besitzen aber etwas gelbes fettartiges Pigment, und braune und schwarze Augen besitzen einen dunklen Farbstoff, welcher in den braunen weniger reichlich vorhanden ist als in den schwarzen.

Während ich Ihnen bis jetzt nur morphologische Eigenschaften als Beispiele des MENDELschen Vererbungsmodus genannt habe, sind solche auch bekannt auf physiologischem Gebiete. So ist bei Mäusen die normale Bewegung ⟩ Tanzen der Tanzmäuse, wenngleich hierbei nach den Ergebnissen meiner Zuchten die MENDELsche Proportion nicht eingehalten wird, sondern verwickeltere Verhältnisse zugrunde liegen müssen. Bei Hühnern soll der Trieb zum Brüten ⟩ schlechtes Brüten sein. Die Rostempfänglichkeit des Weizens ist nach BIFFEN bei gewissen Sorten ⟩ Immunität. Beim Bilsenkraut (*Hyoscyamus niger*) fand CORRENS die zweijährige Wachstumsperiode ⟩ einjährig.

Andere Vererbungsregeln.

Diese Liste dominanter und rezessiver Eigenschaften könnte ich noch erheblich vergrößern und dadurch leicht den Eindruck erwecken, als ob die MENDELsche Vererbungsweise die einzige wäre. Das wäre jedoch ein Irrtum, denn es gibt noch einen zweiten Modus von weitester Verbreitung, die sogenannte intermediäre Vererbung, bei welcher die korrespondierenden Eigenschaften der Eltern in den Kindern als ein Mischprodukt zum Vorschein kommen. Es ist allbekannt, daß aus der Ehe einer Negerin mit einem Weißen sogenannte Mulatten hervorgehen, welche in ihrer Hautfarbe zwischen den Eltern stehen. Verheiratet sich ein solcher Mulatte mit einer Negerin, so werden die Nachkommen wieder dunkler, verheiratet er sich mit einer Weißen, so werden sie abermals um eine Nuance heller. Bei Säugern scheinen allgemein die Längenmaße des Körpers und der einzelnen Organe der intermediären Vererbung zu folgen: wird ein Kaninchen mit langen Ohren gekreuzt mit einem kurzohrigen, so hat die nächste Generation Ohren von mittlerer Länge. Mit dieser verschmelzenden Vererbung wird in der Medizin allgemein gerechnet, indem man annimmt, daß irgendeine schlechte Eigenschaft, z. B. Nervosität, Neigung zu psychischen Störungen oder zur Schwindsucht, aus einer Familie herausgebracht oder wenigstens gemildert werden kann durch Heiraten mit Personen, welche in diesen Beziehungen völlig gesund sind. Die intermediäre Vererbung hat eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Zea-Typus der MENDELschen, da ja bei dieser die Hälfte der F_1-Individuen ebenfalls das betreffende Merkmal der Eltern in mittlerer Form oder Intensität aufweist. Es besteht aber dennoch ein großer Unterschied: beim Zea-Typus spalten die $\widehat{DR}$-Individuen in F_2 in 3 D : 1 R, während bei der intermediären Vererbung eine solche Spaltung nicht stattfindet, sondern die folgenden Generationen ebenso aussehen wie F_1. Wir müssen also annehmen, daß sich

die beiden Erbeinheiten der Eltern zu einer neuen Determinante fest vereinigt haben.

Es gibt noch zwei andere Vererbungsformen, welche aber so selten sind, daß sie neben der MENDELschen und der intermediären an Bedeutung ganz zurücktreten. Die eine habe ich (1906, p. 784) neomorphe oder neuschaffende Vererbung genannt, weil die beiden elterlichen Erbeinheiten in F_1 etwas ganz Neues hervorrufen; z. B. wenn bei Hühnern aus Rosenkamm × Erbsenkamm der Walnußkamm entsteht, dessen 3 dicke wulstige Höcker ganz anders aussehen als jene beiden. Da aber diese Neubildung in F_2 spaltet in 9 Walnußkamm : 3 Erbsenkamm : 3 Rosenkamm : 1 einfacher Kamm, so liegt hier offenbar nur eine Abart des MENDELschen Zea-Typus vor.

Eine andere Vererbungsform wird Mosaik-Vererbung genannt, weil in F_1 die beiden elterlichen Anlagen sich innig mengen und über den ganzen Körper (resp. das betreffende Organ) verteilen, aber doch deutlich erkennbar bleiben, so z. B. wenn schwarze × weiße Tiere gesprenkelte Nachkommen liefern, wie dies z. B. bei gewissen Hühnern (DAVENPORT 1906) und Axolotlen (HÄCKER 1908) beobachtet worden ist. Solche Mosaikbastarde scheinen später wieder zu spalten, doch ist es nicht ausgeschlossen, daß auf diesem Wege auch konstante Formen erzeugt werden können, da Scheckung und Sperberung in der Natur so sehr oft beobachtet werden. GODLEWSKI (1909, p. 45) möchte auch die sogenannten „Chimären" hierher rechnen, d. h. wenn die eine Hälfte des Körpers oder des Organs nach dem einen Elter, die andere nach dem anderen schlägt. Auf zoologischem Gebiet sind sie besonders bekannt von Insekten, namentlich von Schmetterlingen und eventuell ihren Raupen, bei denen derartige „Gynandromorphen" auf der einen Seite männlich, auf der anderen Seite weiblich gefärbt sind, oder auch, wenn zwei verschiedene Rassen gekreuzt wurden, zur einen Hälfte der einen, zur anderen der anderen Rasse folgen. Derartige Individuen sind aber immer sehr vereinzelte, man könnte sagen pathologische Ausnahmen, und sie haben daher mit Mosaik-Vererbung nichts zu tun, sondern beruhen wohl zweifellos auf einem Dominanzwechsel: die normalerweise hypostatische Anlage ist nur auf der einen Seite unterdrückt worden, auf der anderen ist sie aus irgendeinem Grunde zur epistatischen geworden.

Untersuchen wir nun etwas näher, welche Schlüsse sich aus der MENDELschen Vererbung und der auf ihr fußenden Lehre von den Erbeinheiten für die Abstammungstheorie ziehen lassen, wobei wir immer wieder von den über die Erblichkeit der Haarfarbe der Mäuserassen ermittelten Tatsachen als der notwendigen empirischen Basis ausgehen werden.

I. Werfen die MENDELsche Vererbung und die Determinantentheorie meines Erachtens Licht auf die Art und Weise, wie eine neue, nur in wenigen Individuen

auftretende „Singularvariation“ allmählich zu einer volkreichen Rasse werden und bei Begünstigung durch die natürliche Zuchtwahl rasch die Stammform verdrängen kann.

II. Geben sie uns wichtige Hinweise, wie wir uns überhaupt das Auftreten neuer erblicher Formen zu denken haben.

III. Beleuchten sie das Verhältnis der erblichen kontinuierlichen Variationen (Fluktuationen) zu den diskontinuierlichen.

IV. Erleichtern sie uns die Beurteilung der in der freien Natur beobachteten Variationen und die Definition des Artbegriffs.

V. Machen sie uns die Erscheinungen des Atavismus verständlich, also des Rückschlags auf Merkmale früherer, oft weit zurückliegender Vorfahren.

VI. Gewinnen wir eine sichere Grundlage für den den Anatomen wie Physiologen gleich geläufigen Begriff der Korrelation, welchen wir anwenden, wenn zwei oder mehrere Eigenschaften in einem Organismus zusammen aufzutreten pflegen und von einander abhängig sind.

I. Mendelsche Vererbung als Hilfsprinzip für die Erhaltung entstehender Varietäten; Gametenreinheit und Dominanzwechsel.

Den zuerst aufgeführten Gesichtspunkt halte ich für besonders wichtig. Es ist ein altes, von Darwin und seinen Nachfolgern viel erörtertes Problem der Abstammungslehre, wie eine neue, zuerst in wenigen Individuen auftauchende Varietät allmählich zahlreicher werden kann, ohne von der Ueberzahl der Individuen der Stammform erdrückt zu werden. In der Regel spielt sich der Prozeß des Entstehens einer neuen Rasse so ab, daß irgendeine Art ihr Wohngebiet in zahlreichen, oft vielen Hunderttausenden von Exemplaren beherrscht, und dann zeigen sich, hier und da eingestreut, einige Individuen, welche irgendeine Abweichung besitzen, und daher als eine Varietät anzusehen sind. Wie kommt es nun, daß diese Minderzahl nicht sofort im ersten Keim erstickt wird durch das numerische Uebergewicht der Stammform? Wenn es bloß eine intermediäre Vererbung gebe, so wäre die Gefahr sehr groß, daß die neue Eigenschaft in wenigen Generationen immer mehr abgeschwächt und schließlich völlig beseitigt würde. So lange man bloß diese Vererbungsform kannte, hat man mit Recht von einem „verwischenden Einfluß der Kreuzung“ gesprochen und betont, daß dieser nur aufgehoben werden kann durch gewisse Isolationsmittel, welche bewirken, daß die Individuen der neuen Varietät immer nur unter sich zur Fortpflanzung gelangen. Solche Isolationsmittel sind tatsächlich vorhanden und spielen in der Natur sicher-

lich eine große Rolle. Wir können sie gliedern in geographische, biologische und sexuelle Isolationsmittel [1]).

Eine geographische Isolation liegt vor, wenn die neue Rasse von vornherein räumlich getrennt von der Stammform auftritt, wenn also z. B. einige Individuen einer Vogelart durch einen Sturm weit aufs Meer hinausgetrieben werden und schließlich auf einer Insel landen, wo jene Art noch nicht vorkommt. Wenn dann weiter jene versprengten Exemplare oder ihre Nachkommen sich unter den neuen Lebensverhältnissen verändern und zu einer neuen Varietät oder Art werden, so können sie sich nur untereinander fortpflanzen und sind vor einer Vermischung mit der Stammart geschützt. Ein schönes Beispiel hierfür habe ich während meiner Reise an der chilenischen Westküste von Süd-Amerika kennen gelernt, als mich ein gütiges Geschick einmal nach der einsam im Pazifischen Ozean gelegenen Robinsoninsel Juan Fernandez, und zwar nach Masatierra, verschlug. In ganz Chile wird der Naturfreund überall erfreut durch einen kleinen Kolibri, ***Eustephanus galeritus***, welcher pfeilschnell von Blüte zu Blüte huscht und in beiden Geschlechtern überwiegend grün gefärbt ist. Auf Juan Fernandez hingegen finden wir eine nahverwandte größere Form, ***Eustephanus fernandensis***, bei der nur das Weibchen die grüne Farbe besitzt, während das Männchen schön rot aussieht. Da die Gattung ***Eustephanus*** bloß an der Westküste von Süd-Amerika vorkommt, so bleibt allein die Möglichkeit, daß ***galeritus*** nach Masatierra sich verflog und hier sich in ***fernandensis*** verwandelt hat, wie er andererseits auf der noch weiter westlich gelegenen Insel Masafuera ebenfalls zu einer besonderen Art, ***Eustephanus leyboldi***, geworden ist. Das Problem wird aber dadurch noch etwas komplizierter, daß die kontinentale Stammart ***galeritus*** ebenfalls auf Masatierra vorkommt, was zu der Annahme zwingt, daß diese Art zweimal durch einen Sturm oder sonstwie nach jener Insel verschlagen wurde. Die erste Invasion muß vor langer Zeit eingetreten sein und ihre Nachkommen haben sich in ***fernandensis*** verwandelt, während die zweite Einwanderung ganz jungen Datums ist und daher noch nicht Zeit hatte, sich zu verändern. Es wird nun eine interessante Aufgabe sein, die Umwandlung dieser ***galeritus***-Individuen zu verfolgen.

Die geographische Isolation spielt in der Natur bei der Entstehung neuer Tiere und Pflanzen sicherlich eine außerordentliche Rolle und erklärt uns die vielen eigenartigen Formen, welche auf ozeanischen Inseln, auf isolierten Gebirgen, Hochebenen, in abgelegenen Seen und ähnlichen Gebieten mit abgeschlossenen Lebensbedingungen vorkommen, denn für die Eier und Samen der Tiere und Pflanzen

---

1) Ich sehe hier ab von der selektiven Isolation, welche dann vorliegt, wenn der Kampf ums Dasein die Stammform vernichtet und die Varietät allein am Leben läßt, denn damit ist natürlich auch die Gefahr der Kreuzung zwischen beiden Forden beseitigt.

gibt es viele Mittel und Wege zur Verschleppung durch die Strömungen der Luft und des Wassers und durch die Beweglichkeit anderer Organismen.

Auf demselben Wohngebiete kann eine biologische und eine sexuelle Isolation die wenigen Individuen einer neuen Variation vor Verschmelzung mit der Stammart bewahren. Im ersteren Falle nimmt die neue Form eine etwas andere Lebensweise an, sie wandert z. B. aus dem Walde auf die Wiese, oder aus einem feuchten Standorte (*Arvicola amphibius*) nach einem trockenen (*Arvicola terrestris*) oder aus der Ebene auf den Bergabhang. Durch die veränderte Lebensweise wird die Organisation beeinflußt, und die geringe räumliche Trennung verhindert die Vermischung. Die biologische Isolation ist also das Diminutiv der geographischen, da eine gewisse räumliche Absonderung wohl stets verhanden ist, wenngleich sie höchst unbedeutend sein kann. So gibt es bei uns zwei sehr gefährliche Kiefernborkenkäfer, *Hylesinus piniperda* und *minor*, welche sich morphologisch nur durch minutiöse Unterschiede in der Skulptur der Flügeldecken unterscheiden, während sie in der Lebensweise und in der Form der Fraßgänge erheblich differieren. *Hylesinus piniperda* lebt in den unteren Teilen der Bäume mit dicker Rinde, während *minor* sich an den schwächeren, mehr in der Höhe befindlichen Aesten mit dünner rötlicher Rinde aufhält. Bei der sexuellen Isolation können die beiden nächstverwandten Formen unmittelbar zusammenleben, da sie durch geschlechtliche Gegensätze vor einer Kreuzung bewahrt bleiben: sie können einen verschiedenen Geruch besitzen und sich deshalb meiden, oder ihre Brunstzeit tritt zu verschiedenen Monaten ein oder die Kopulationsorgane, resp. die Keimzellen passen nicht zueinander.

Neben diesen geographischen, biologischen und sexuellen Isolationsmöglichkeiten besteht nun noch ein weiteres Schutzmittel für eine entstehende Art in der MENDELschen Vererbung, vorausgesetzt, daß sie sich epistatisch verhält gegenüber der Stammform und ihr im Kampf ums Dasein etwas überlegen ist. Nehmen wir z. B. an, daß unter den braunen Eichhörnchen einer Gegend ein schwarzes Individuum plötzlich auftritt und daß, wie bei den meisten Tieren, das intensivere Pigment dominiert über das schwächere, also schwarz über braun. Dieses eine schwarze Exemplar würde gezwungen sein, sich mit einem braunen zu paaren, worauf alle Nachkommen (F_1) — nehmen wir an 6 Stück — schwarz aussehen werden. Nehmen wir weiter an, daß die Gegend ca. 50 Paare ernähren kann, so werden die dort lebenden 49 braunen Paare 294 braune Nachkommen erzeugen. Wir haben mithin

$$F_1 = 6\,s + 294\,br.$$

Nehmen wir nun an, daß die schwarzen etwas widerstandsfähiger im Kampf ums Dasein sind und zu $^2/_3$ (= 4) geschlechtsreif werden, während von den braunen nur $^1/_3$ (= 98) zur Fortpflanzung gelangen: also $4\,s + 98$ br. Die 4 schwarzen F_1-Eichhörnchen von der gametischen Formel DR werden sich nach

verschiedenen Richtungen ausbreiten und sich daher mit braunen von der Zusammensetzung RR paaren, worauf ihre Jungen zur Hälfte schwarz, zur Hälfte braun ausfallen, da DR × RR = DR + RR = schwarz + braun ist.

Wir erhalten unter Hinzurechnung der $\frac{98-4}{2} = 47$ braunen Paare:

$$F_2 = 12\,s + 12\,br + 282\,br = 12\,s + 294\,br.$$

Hiervon werden am Leben bleiben 8 s + 98 br = 8 Paare, s × br + 45 Paare br × br.

$$F_3 = 24\,s + 24\,br + 270\,br,$$

wovon am Leben bleiben ungefähr 16 s + 98 br.

Von F_4 würden überleben 32 s + 98 br = 130 Tiere, oder bei Reduktion auf 100 unter Berücksichtigung der verschiedenen Widerstandskraft 22 s + 78 br.

So wird die Zahl der schwarzen auf Grund der stärkeren Vererbungskraft und der besseren Organisation von Generation zu Generation rasch zunehmen, und die braune Stammform wird schließlich verdrängt werden. Dieser Prozeß wird noch dadurch begünstigt werden, daß sich ab und zu schwarze Eichhörnchen paaren werden, wobei entweder alle Nachkommen schwarz ausfallen nach der Formel DD × DR = DD + DR oder zu $^3/_4$ schwarz und zu $^1/_4$ braun: DR × DR = 1 DD + 2 DR + 1 RR.

Tatsächlich gibt es ja manche feuchte und kalte Gebiete (Hochgebirge der Alpen, gewisse Distrikte von Sibirien), wo nur schwarze Eichhörnchen vorkommen. In Niederungen und trockenen Terrains scheinen die schwarzen nicht gut zu gedeihen, da sie bei uns immer nur vereinzelt auftreten und nie zur herrschenden Rasse werden. Wer keine biologische Erfahrung besitzt, könnte es für gleichgültig halten, ob ein Eichhorn schwarz oder braun gefärbt ist. Das ist aber sicher nicht der Fall, denn die schwarzen sind viel auffälliger und werden daher vom Raubzeug (Edelmarder, Raubvögel) leichter gesehen. Wenn sie also trotzdem zur herrschenden Rasse werden können, so müssen sie besondere Vorteile besitzen. Die Erfahrung lehrt oft genug, daß die natürliche Widerstandskraft und die Fruchtbarkeit bei zwei verschieden gefärbten Rassen verschieden ist. Meine eigenen Züchtungen an Mäusen zeigen mir z. B. immer wieder, daß die gelben Sorten weniger rasch wachsen, leichter erkranken und viel häufiger unfruchtbar sind als die wildfarbigen, schwarzen, braunen oder weißen. Unter 375 Paaren der verschiedensten Färbung, welche ich zur Fortpflanzung zusammensetzte, erwiesen sich 14 als unfruchtbar und diese enthielten sämtlich mit einer Ausnahme je 1 (1mal) oder je 2 (12mal) gelbe Tiere (grge, ge oder ge_2). Die Ausnahme war ein Paar si × si. Bei den Paaren grge × wi und ge_2 × wi waren sicherlich die gelben Individuen die Ursache der Unfruchtbarkeit, denn diese habe ich bei den wildfarbigen nie beobachtet.

Die deszendenztheoretische Bedeutung der MENDELschen Vererbungsregel besteht also darin, daß sie uns zeigt, wie eine vereinzelt auftretende, aber epi-

statische Varietät die Stammform allmählich verdrängen muß, vorausgesetzt, daß sie neben ihrer größeren Vererbungskraft auch noch irgendwelche körperliche Vorteile besitzt. Sie kann dann, auch wenn sie zuerst nur ganz vereinzelt auftritt, nicht durch die Stammform unterdrückt werden.

Besitzt die neue Rasse aber keinerlei Vorteile vor der alten, so vermag sie diese nicht zu verdrängen, sondern verschwindet entweder wieder, wenn der Vernichtungsquotient entsprechend hoch ist oder erhält sich nur in wenigen Exemplaren. Ist der Quotient z. B. $^7/_8$, d. h. gehen $^7/_8$ aller geborenen Tiere zugrunde und werden jährlich nur 4 Junge geworfen, so kann sich die neue Varietät nicht halten; werden jedoch 16 geworfen, so bleiben 2 am Leben. Meine früher aufgestellte Behauptung[1]), daß eine epistatische Varietät zur herrschenden Rasse werden müsse auch ohne besondere Vorteile gegenüber der Stammform, war nicht richtig, weil die proportionale Vermehrung der letzteren nicht dabei berücksichtigt wurde. Das ist auch sicherlich der Grund, weshalb manche melanistische Varietäten, z. B. var. ***valesina*** von ***Argynnis pavia***, var. ***eremita*** von der Nonne (***Liparis monacha***), ***var. doubledayaria*** des Birkenspanners (***Amphidasys betularia***) immer nur vereinzelt bleiben, obwohl sie gar nicht selten sind. Derartige Varietäten können nur mit Hilfe der geographischen, der biologischen und der sexuellen Isolation zu einer großen Individuenzahl sich emporarbeiten.

Setzen wir nun einmal den Fall, es existierte nur die intermediäre Vererbung, so wäre eine Singularvariation in großer Gefahr, vernichtet zu werden, selbst wenn sie im Kampfe ums Dasein einen unzweifelhaften Vorteil, z. B. eine bessere Schutzfarbe, aufzuweisen hat; denn die wenigen Individuen würden gezwungen sein, sich mit der Stammform zu paaren, wodurch ihre günstige Variation bei ihren Nachkommen auf die halbe Größe reduziert würde, bei deren Nachkommen auf ein Viertel usw.

Wir können also sagen, ist eine Singularvariation indifferent, d. h. für den Kampf ums Dasein gleichgültig, aber zugleich epistatisch, so erhält sie sich in geringer Individuenzahl, wird aber nie zu einer Pluralvariation, und tritt sie von vornherein in einer sehr geringen Anzahl auf, so ist auch die Möglichkeit der Ausrottung vorhanden. Ist die Singularvariation indifferent und zugleich hypostatisch, so ist die Gefahr des Erlöschens noch viel größer, denn sie kann nur wiedererscheinen unter den Nachkommen, wenn zufällig zwei Individuen von der Zusammensetzung DR sich paaren. Bedeutet die Singularvariation eine Verbesserung im Kampfe ums Dasein, so muß sie über kurz oder lang die Stammform verdrängen auch ohne Mitwirkung der geographischen, biologischen oder sexuellen Isolation. Die MENDELsche Vererbung ist also das Mittel, um eine epistatische Singularvariation entweder vor dem Aus-

1) PLATE, Selektionsprinzip etc. 1908, p. 366. Vergl. die Kritik von BECHER, Zeitschr. f. Physiologie, Bd. 53, 1909, p. 105—112.

sterben zu bewahren oder um sie zu einer volkreichen Rasse resp. zu einer neuen „Art“ werden zu lassen, wenn sie einen Vorteil im Kampfe ums Dasein bedeutet. Für mendelnde Merkmale gibt es keinen verwischenden Einfluß der Kreuzung, sondern dieser existiert nur bei intermediärer Vererbung. Ich brauche wohl kaum an dieser Stelle zu betonen, wie sehr sich diejenigen Biologen im Irrtum befinden, welche glauben, daß die Selektionstheorie an Bedeutung verloren habe durch die Erkenntnis der spaltenden Vererbung.

Die Tragweite dieses Satzes wird uns zum Bewußtsein kommen, wenn wir noch drei andere Fragen untersuchen, nämlich: 1) Welche Eigenschaften pflegen epistatisch und welche hypostatisch zu sein? läßt sich hier irgendeine Gesetzmäßigkeit erkennen? 2) Besteht ein Unterschied bezüglich der Vererbungsregeln, wenn wir naheverwandte Rassen und Varietäten miteinander kreuzen oder wenn es uns gelingt, fernerstehende Formen, etwa Arten, miteinander zu paaren? hat, mit anderen Worten, der Grad der systematischen Verwandtschaft einen Einfluß auf die Vererbung? 3) Gibt es Uebergänge zwischen spaltender und intermediärer Vererbung?

Die erste Frage haben wir oben schon gestreift. Sie ist gleichbedeutend mit derjenigen, ob es möglich ist, von zwei Merkmalen im voraus zu bestimmen, welches von ihnen das epistatische und welches das hypostatische ist. Sie ist für die Praxis der Tier- und Pflanzenzüchter von der größten Wichtigkeit, aber leider sind die Untersuchungen noch nicht so weit vorgeschritten, um völlig zu befriedigen. Sicherlich ist es nicht richtig, wenn zuweilen behauptet wird, das stammesgeschichtlich ältere Merkmal sei in der Regel dominant. Wäre das der Fall, so wäre ja eine phyletische Weiterentwicklung bei Tieren und Pflanzen sehr erschwert gewesen, denn die neu hinzukommenden Merkmale hätten über die älteren nur die Oberhand gewinnen können auf dem Wege der geographischen, biologischen und sexuellen Isolation. Die Untersuchung zeigt denn auch, daß die phyletisch älteren Charaktere sehr oft rezessiv sind. Weit richtiger ist ein Gedanke, den DAVENPORT neuerdings mit Geschick vertreten hat, daß immer der positive Zustand prävaliert über den negativen und der höhere, weiterentwickelte über den niederen. So ist fast immer starkes Pigment epistatisch über schwache Pigmentierung und diese beiden dominieren über das Fehlen von Farbstoffen (Albinismus). Bei Hühnern ist, wie wir oben schon sahen, die Federpolle des Kopfes epistatisch über den glatten Kopf, der Besitz eines Schwanzes über Schwanzlosigkeit, das Vorhandensein von Beinfedern, die sogenannten Hosen der Cochins und Brahmas, über die glatten Läufe. Mit diesen Kriterien positiv und negativ kommen wir freilich in vielen Fällen nicht aus, z. B. wenn dieselbe Eigenschaft bei naheverwandten Formen zuweilen epistatisch, zuweilen hypostatisch ist. Bei Hühnern ist weißes Gefieder meist dominant, während es bei einigen Rassen,

wie bei der Mehrzahl der Wirbeltiere, sich dem Pigment gegenüber rezessiv verhält. Nach DURHAM (1908) ist der gescheckte Zustand der Mäuse meist rezessiv gegenüber dem einfarbigen, er kann aber auch dominant sein. Solche Fälle sind natürlich so aufzufassen, daß äußerlich gleich erscheinende Eigenschaften eine verschiedene gametische Konstitution haben können und aus diesem Grunde sich zuweilen dominant, zuweilen rezessiv verhalten.

In anderen Fällen gelingt es überhaupt nicht, von den beiden Merkmalen das eine als positiv resp. höher stehend, das andere als negativ resp. niedriger anzusehen — warum sollte z. B. die gewöhnliche Bewegung der Mäuse als positiv, die Tanzbewegung als negativ gelten? — oder der dominante Charakter hat sogar einen ausgeprochen negativen Anstrich, wie z. B. die Hornlosigkeit der Aberdeen Angus und der Galloway Rinder, welche über den gehörnten Zustand dominiert. Trotz solcher Ausnahmen aber kann man sagen, daß im allgemeinen der höher entwickelte Zustand, derjenige, welcher etwas voraus besitzt vor einem anderen, dominant resp. epistatisch ist über diesen, mit anderen Worten, die MENDELsche Regel offenbart uns, daß die Lebewesen von einer progressiven Tendenz beherrscht werden, da dem höheren Zustande eine stärkere Vererbungskraft innewohnt als dem niederen. Dieser komplizierte Zustand wird in sehr vielen Fällen eine größere Leistungsfähigkeit bedingen, denn der Fortschritt ist in der Regel geknüpft an Differentiation, und er muß dann stetig auf immer mehr Individuen sich ausbreiten und die hypostatische Stammform verdrängen. Man könnte glauben, daß sich hier die MENDELsche Regel berührt mit dem viel umstrittenen Problem der Orthogenese, der phyletischen Weiterentwicklung nach wenigen Richtungen. Diese Auffassung wäre meines Erachtens unrichtig. Wie ich in meinem Buche über das Selektionsprinzip (p. 383) näher ausgeführt habe, darf man unter diesem Ausdruck nur verstehen „eine durch äußere Faktoren veranlaßte, bestimmt gerichtete Stammesentwicklung ohne Mitwirkung der Selektion". Wir sahen jedoch, daß die MENDELsche Vererbung ihre phyletische Bedeutung erst erhält durch die eliminierende Wirkung des Kampfes ums Dasein; ohne diesen vermag sie günstigstenfalls eine Singularvariation nur vor dem Aussterben zu bewahren. Dazu kommt, daß Orthogenese ebenso gut für regressive wie für progressive Evolution angenommen werden muß, also nicht zurückgeführt werden kann auf obige Tendenz der MENDELschen Vererbung.

Unsere zweite oben aufgeworfene Frage lautete: ist der Verwandtschaftsgrad der gekreuzten Formen von Einfluß auf die Vererbung? Ist es gleichgültig, ob ich Varietäten, also nahverwandte Geschöpfe, miteinander paare, oder hierzu Arten nehme, vorausgesetzt natürlich, daß letztere überhaupt Nachkommen erzeugen? Da zeigt es sich nun, daß Artbastarde sehr oft einen intermediären Anstrich

haben und nicht mendeln. Es gibt freilich auch eine Anzahl spaltende Artbastarde, aber immerhin sind Beispiele von intermediärer Vererbung bei Kreuzungen von Arten [1]) sehr häufig, während ihr bei nahverwandten Formen (Varietäten, Rassen) hauptsächlich nur quantitative Merkmale (Größe, Gewicht) folgen. Wird ein Eisbär mit einem braunen Bär gepaart, so sind die Jungen Mulatten, d. h. hellbraun. Aus der Paarung einer *Ibis religiosa* mit einem Löffelreiher, *Platalea minor*, geht ein Tier hervor, das in der Schnabelform zwischen beiden Eltern steht. Solcher Beispiele ließen sich noch viele aufzählen, so daß also in der Natur eine Tendenz vorhanden zu sein scheint, die bei Varietätbastarden vorherrschende alternative Vererbung in eine intermediäre zu verwandeln, wenn im Laufe der Zeiten die betreffenden Formen sich so sehr entfremdet sind, daß sie als Arten zu gelten haben. Beim Frettchen, dem Albino des Iltis (*Putorius putorius*), scheint dieses Stadium des Ueberganges einer Varietät in eine Art eben erreicht worden zu sein. Nach v. FISCHER (1873), welcher eigene Zuchtversuche

1) Ich verweise hier auf einige neuere Arbeiten über zoologische Artbastarde, so zunächst auf den Aufsatz von GROSS (1906), welcher auf die zahlreichen intermediären Artbastarde hinweist, welche von Pflanzen wie auch von Tieren (Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Fischen, Schmetterlingen) bekannt sind. Er schreibt (p. 444): „Ganz im allgemeinen kann man sagen, daß bei der Kreuzung von Arten typische MENDELsche Fälle nicht vorkommen.“ Hiermit schießt GROSS etwas über das Ziel hinaus, denn *Helix hortensis* × *nemoralis* mendeln z. B. nach den LANGschen Untersuchungen, wobei es gleichgültig ist, ob das antagonistische Merkmalspaar (Bänderung und Bänderlosigkeit) an sich bei beiden Arten vorkommt. GROSS gelangt weiter zu dem Satze, daß nur Sprungvariationen mendeln, während kontinuierliche Variationsreihen der intermediären Vererbung folgen sollen. Dieser Satz ist irrig, denn wir kennen viele, sehr geringfügige Abänderungen, welche in typischer Weise mendeln. Die oben erwähnten Mäuserassen lassen sich z. B. in eine Reihe ganz allmählicher Uebergänge vom reinen Weiß bis zum tiefen Schwarz anordnen. — Ich verweise ferner auf die Zebrakreuzungen von EWART (1900), welche sehr verschieden ausfallen können, auch wenn dieselben Arten gewählt werden: die Grundfarbe des Bastards ist intermediär, aber die Querstreifung ist manchmal sehr deutlich, manchmal fehlt sie fast ganz. — ROEPKE (1908) untersuchte die männlichen Genitalorgane von *Smerinthus hybridus* (entstanden aus *Sm. ocellata* ♂ × *Sm. populi* ♀) und *Sm. operosa* (entstanden aus *Sm. ocellata* ♂ × *Sm. populi* var. *Austauti*) und gelangte zu dem Ergebnis, daß sie „selbst in minutiösen Details“ einen intermediären Charakter zeigen. — LÖNNBERG (1905) konstatiert, daß die Bastarde von *Lepus europaeus* × *timidus* in der Färbung und den Eigentümlichkeiten des Schädels intermediär sind; auch das nach allem Anschein sehr helle Winterkleid, das aber nicht weiß wird wie bei *timidus*, scheint sich ebenso zu verhalten. — Endlich sei hier noch der großen Arbeit von LANG (1908) gedacht über die Kreuzungen von *Helix hortensis* × *nemoralis*. Die Bastarde erhalten ihre meisten Merkmale — und zwar sowohl Artcharaktere (Form der Mündung, Wölbung der Schale, Pigmentierung des Peristoms, Form und Verästelung der Glandulae mucosae, Gestalt des Liebespfeiles) wie Varietätsmerkmale (Farbe des Gehäuses, Zahl der Bänder) — entweder rein von dem einen, oder rein von dem anderen Elter, was der alternativen Vererbung entsprechen würde; intermediär sind bei den Bastarden vor allem die Größenverhältnisse: Länge der Spindel, Durchmesser des letzten Umganges, Größe des Gehäuses, Länge des Pfeils. Wir sehen also, daß diese beiden Formen sich wie Varietäten zueinander hinsichtlich der Vererbung verhalten, und hiermit stimmt überein, daß es keine wirklich sicheren und völlig durchgreifenden Unterscheidungsmittel zwischen ihnen gibt und daß auch die Fruchtbarkeit zwischen ihnen zwar herabgesetzt, aber doch in der Mehrzahl der Kreuzungen noch vorhanden ist. Von 61 Versuchen waren nur 20 völlig resultatlos. Trotzdem sind alle Kenner darin einig, daß man beide Formen schon als spezifisch verschieden anzusehen hat. Wir können also auch aus diesen Tatsachen schließen, daß die intermediäre Vererbung qualitativer Charaktere aus der alternativen hervorgegangen sein muß, denn hier liegen zwei leidlich „gute Arten“ vor, die in der Mehrzahl der Merkmale noch mendeln.

angestellt hat, sind die Bastarde von Frett ♀ × Iltis ♂ in der Färbung intermediär (Kopf, Beine, Schwanz stark pigmentiert wie beim Iltis, Rücken viel heller gefärbt) und gewöhnlich unter sich steril. Werden sie rückgekreuzt mit einem Frettchen, so spalten sie nicht, sondern liefern silbergraue bis braungraue Nachkommen, also Tiere von intermediärer Färbung. Ein im Gothaer Museum befindlicher Bastard von angeblich Iltis ♀ × Frett ♂ soll bis auf die etwas helleren Flanken wie ein Iltis aussehen, was beweist, daß das Pigment bei gewissen Individuen noch fast völlig prävaliert. Wir sehen also hier einen Fall vor uns, der recht deutlich einen Uebergang der mendelnden in die intermediäre Vererbung beweist, Hand in Hand mit sexueller Entfremdung. Wir gelangen demnach zu dem Satze: Bei eben entstandenen neuen Formen, die sich mit der Stammform noch leicht paaren, wird durch die MENDELsche Vererbung der verwischende Einfluß der Kreuzung aufgehoben; später aber, wenn die Unterschiede erheblicher geworden sind, und infolgedessen Kreuzungen normalerweise nur selten vorkommen, zeigt sich die intermediäre Vererbung, kann aber dann der neuen Art nicht mehr schaden.

A priori könnte man das umgekehrte Verhalten erwarten, daß die Merkmale der Varietäten, weil sie sich nahestehen, miteinander verschmelzen, während die Artcharaktere wegen ihrer größeren Gegensätzlichkeit sich nicht vereinigen. Um die Tatsachen zu erklären, muß man folgendes annehmen. Die Determinanten der Varietäten stehen sich chemisch nahe und deshalb reagieren sie aufeinander, d. h. sie verteilen sich auf verschiedene Gameten und mendeln infolgedessen. Die Determinanten der Arten hingegen haben diese Reaktionsfähigkeit verloren; sie verhalten sich indifferent gegeneinander, gelangen in dieselbe Gamete und lösen deshalb später die Eigenschaften beider Eltern in demselben Individuum aus, wodurch intermediäre Bastarde entstehen. Stellt man sich weiter vor, daß die quantitativen Merkmale auf verschiedener Zahl der gleichen Determinanten beruhen, daß z. B. eine große Leber durch viele, eine kleine durch wenige hervorgerufen wird, so begreift man, weshalb solche Charaktere auch bei Varietäten intermediär ausfallen, denn die gleichen Körperchen reagieren nicht aufeinander, sondern mischen sich in jedem Verhältnis. STANDFUSS und nach ihm GROSS haben sich gegen die Mutationen als Quelle der Artbildung ausgesprochen, weil sie sich sagten: da Arten bei der Kreuzung sich in ihren Merkmalen intermediär verhalten, während Mutationen mendeln, so können jene nicht aus diesen entstanden sein. Dieser Schluß wird natürlich hinfällig, wenn man die spaltende Vererbung als phyletische Vorstufe der verschmelzenden ansieht. Aus dem Gesagten folgt: die Vererbungsgesetze sind für eine phyletische Weiterentwicklung sehr zweckmäßig eingerichtet. Sie begünstigen alle neu hinzukommenden Merkmale, wenn diese einen Fortschritt, eine weitere Komplikation bedeuten, und ver-

schaffen ihren Trägern unter Mithilfe der Selektion das numerische Uebergewicht und ihr verwischender Einfluß zeigt sich erst zu einer Zeit, wenn in praxi die Gefahr der Unterdrückung des neuen Merkmales nicht mehr besteht.

Dieser Satz gilt jedoch nur im allgemeinen, denn ebensowenig wie es eine scharfe Grenze zwischen Varietät und Art gibt, kommt eine solche zwischen mendelnder und intermediärer Vererbung vor, denn wir kennen viele Eigenschaften, welche zwar in der Hauptsache spalten, bei denen aber doch eine gegenseitige Beeinflussung unverkennbar ist. Darin liegt ein weiteres Moment zugunsten unserer These, daß die intermediäre Vererbung sich aus der spaltenden entwickelt hat. Statt vieler Beispiele erwähne ich hier nur eins, welches dafür zu sprechen scheint, daß die „Gametenreinheit" nicht vollständig zu sein braucht. HÄCKER (1908) paarte schwarze Axolotl, welche aber latent weiß enthielten, und erhielt, wie zu erwarten war, in F_1 75 Proz. schwarze und 25 Proz. weiße: s(w) $\times$ s(w) = 3 s : 1 w. Aber diese weißen wurden im Verlauf von $1^1/_2$ Jahren auf der ganzen Oberseite stark pigmentiert, ein Beweis, daß sie jedenfalls etwas Pigmentanlage in sich führten. Bei Rückkreuzung der s(w) mit rein weißen Tieren entstanden natürlich zur Hälfte schwarze und zur Hälfte weiße Axolotl [s(w) $\times$ ww = 1 s(w) : 1 ww], aber von den letzteren blieben nur einzelne echte Albinos, während die anderen sich allmählich in „metamere Schecken" verwandelten mit vielen dunklen, annähernd segmental angeordneten Flecken.

Gametenreinheit.

Ich will hier nicht untersuchen, wie solche Fälle von „unreinen Gameten" zu erklären sind, sondern nur betonen, daß man sehr vorsichtig sein muß mit einer solchen Annahme und sie nur aufstellen darf, wenn eine genügend breite experimentelle Grundlage jede andere Erklärung ausschließt. In dem eben erwähnten Falle wäre auch mit der Möglichkeit eines Dominanzwechsels zu rechnen, worauf ich weiter unten zurückkomme. Bei meinen zahlreichen Mäusekreuzungen ist mir kein Fall vorgekommen, welcher von der MENDELschen Auffassung einer vollständigen Spaltung antagonistischer Faktoren abwiche, und doch werden im Anschluß an CUÉNOT, MORGAN (1906) und CASTLE (1906) gerade immer die Mäuserassen zur Stütze der Theorie der Gametenunreinheit herangezogen, und haben zu manchen Spekulationen Veranlassung gegeben. Deshalb möge hier erörtert werden, warum diese Anschauungen für diesen speziellen Fall irrig sind.

CUÉNOT (1905, 1907) fand, daß seine schwarzäugigen gelben Mäuse stets heterozygot waren und untereinander gekreuzt in gelbe + graue oder in gelbe + schwarze oder in gelbe + braune zerfielen. Den homozygoten Gelben gibt er die Formel: CICI, wobei C Pigmentsichtbarkeit, I gelber Farbstoff bedeutet. Er

stellt nun die Hypothese der „selektiven Fruchtbarkeit" auf, nach der Homozygoten nicht auftreten können, weil die CI-Eier und die CI-Samenfäden untereinander unfruchtbar seien. Dies ist sicherlich eine sehr gewagte Annahme, für die keine cytologische Beobachtung ins Feld geführt werden kann und die um so unwahrscheinlicher ist, als die verschiedenfarbigsten Mäuserassen unter sich leicht Nachkommen erzeugen. Weiter schreibt er seinen gelben Heterozygoten die Zusammensetzung:

CICG (G = gris = wildfarben)
oder CICN (N = noir = schwarz)
oder CICB (B = brun = braun)

zu und folgert daraus, daß I dominant über G, N und B ist. Bei dieser Gametenformel muß CICG × CICG = 1 CICI + 2 CICG + 1 CGCG = 3 gelbe + 1 grau oder, wenn die CICI nicht gebildet werden, = 2 CICG + 1 CGCG sein. Tatsächlich wurden unter 173 Jungen 69,3 Proz. gelbe : 30,7 Proz. graue beobachtet, was also gut dem Verhältnis 2 : 1 entspricht. Trotzdem halte ich alle diese Annahmen für irrig. Da es sich um schwarzäugige Gelbe handelt, so kann CUÉNOT nur die Zimtgelben, Dge_2s oder dge_2s (No. 3, 4 meiner Liste), vor sich gehabt haben oder die Gelb-wildfarbigen (Dwi No. 1). Wahrscheinlich hat er mit beiden Sorten seine Versuche angestellt und ist durch die verschiedenen Altersfärbungen zu dem Eindruck der „nombreuses variations impossible à fixer, non héréditaires" gekommen. Wie meine Erbformeln erkennen lassen, können natürlich die Gelb-wildfarbigen und die Zimtgelben sehr leicht in schwarze und braune (D schoc) zerfallen. Meine Kreuzungen beweisen, daß gelbe Mäuse (auch die rotäugigen) völlig reinrassig auftreten können, und daß die gelbe Farbe nicht über die übrigen Farben dominiert, z. B.:

Kasten 13, 57 und 64. ge_2 × ge_2 = alle Individuen ge_2 = 43 Stück, also reinrassig.

Kasten 9, 68 und 71. grge × grge = alle Individuen grge = 52 Stück, also reinrassig.

Kasten 10. ge × wi = CyGbD × CYyGBbD =
1 wi : 1 grge : 1 ge_2 : 1 ge.
beobachtet: 1 „ + 1 „ + 1 „ + 3 „ Also ist ge nicht epistatisch über wi.

Kasten 38. ge × s = CyGgbD × CYygBD =
1 wi : 1 grge : 1 s : 1 si
beobachtet: 5 „ + 3 „ + 2 „ + 1 „
berechnet : 2,75 „ : 2,75 „ : 2,75 „ : 2,75 „ Also ist ge nicht epistatisch über s.

Kasten 32, 33 und 53. ge_2 × wi = CYGbD × CYGBD = alle Individuen (15 Stück) wi. Also ist wi epistatisch über ge_2, nicht umgekehrt.

Kasten 52. grge $\times$ wi = CyGBD $\times$ CYyGBD = 1 wi : 1 grge
beobachtet: 2 „ + 2 „

Ich glaube auch reinrassige ge- und wge-Stämme zu besitzen, doch ist die Zahl der Nachkommen noch nicht groß genug, um als einwandsfrei zu gelten.

Wenn nun CUÉNOTS Ansichten über die gelben Mäuse nicht haltbar sind, so fallen damit auch die Versuche von MORGAN und von CASTLE, aus ihnen die Unreinheit der Gameten zu beweisen. MORGAN vertritt die Theorie des Dominanzwechsels, wonach zwei Erbeinheiten nicht in einem sich stets gleichbleibenden Verhältnis von Dominanz und Rezession zueinander stehen, sondern dieses kann wechseln: die dominante Eigenschaft kann plötzlich zur rezessiven werden und umgekehrt. Er glaubt beweisen zu können, daß die extrahierten Dominanten resp. Rezessiven das antagonistische Merkmal enthalten, indem er so argumentiert: Wird eine graue Maus mit einer weißen gepaart, so sind die F_1-Individuen grau und liefern in F_2 3 Grau : 1 Weiß; wird dieses weiße Tier gekreuzt mit Schwarz, so entstehen graue Tiere, also müssen die extrahierten Weißen Grau enthalten haben, waren also nicht „rein". Zurzeit läßt sich dieser Gedankengang nicht mehr halten, denn wir wissen, daß ein Albino aus c + einer Anzahl anderer Erbeinheiten besteht. Die meisten weißen Mäuse enthalten latent die Wildfarbe, haben also die Formel: cYGBD. Jene Kreuzung verläuft dann so:

wi $\times$ w = CYGBD $\times$ cYGBD.

F_1 = CcYGBD. F_2 = 1 CYGBD + 2 CcYGBD + 1 cYGBD = 3 wi + 1 w.

w $\times$ s = cYGBD $\times$ CYgBD = CcYGgBD = wi.

Es verläuft also alles glatt nach der MENDELschen Regel, ohne irgendwelche Gametenunreinheit und auch ohne jeden Dominanzwechsel.

Bei CASTLE (1906) finden wir wiederum andere Vorstellungen über die Gametenunreinheit. Er hat mit gelben Mäusen gekreuzt, die zweifellos meinen ge_2 entsprachen, denn es gingen schokoladenbraune Tiere aus ihnen hervor. Aber alle seine Versuche verliefen genau nach der MENDELschen Regel und sprechen in keiner Weise dafür, daß die antagonistischen Merkmale sich nicht wirklich scharf und vollkommen bei der Bildung der Keimzellen trennten. Er stützt sich weiter auf gescheckte Tiere (weiße Himalaya-Kaninchen mit schwarzer Pigmentierung an den Pfoten, Ohren, dem Schwanz und der Schnauze; weiße Hühner mit einzelnen schwarzen Federn), und darauf, daß durch wiederholte Kreuzungen sich der Grad der Pigmentierung verändern läßt. Er schreibt: „By repeated crossing of black with yellow, in guinea-pigs, we can weaken the activity of the black, so that while black pigment is still formed all over the body, it is formed in less amount. . . . . Again, crossbreeding albino guinea-pigs with blacks increases the amount of black pigmentation formed at the extremities by the albinos, and induces a slight pigmentation of the coat generally." Auch diese

Angaben beweisen noch keine Gametenunreinheit. Ich besitze gelb-wildfarbige Mäuse von der Zusammensetzung CYyGgBbDd und kann durch wiederholte Kreuzungen derselben die ganze Farbenskala der Mäuserassen hervorrufen. Je mehr kleine Buchstaben in der Formel einer Rasse vorhanden sind, desto seltener tritt sie auf (weil die kleinen Buchstaben die rezessiven Eigenschaften bezeichnen) und desto pigmentärmer ist sie im allgemeinen. Man wird z. B. 64 Nachkommen züchten müssen, um darunter ein Exemplar der weißgelben Rasse CygbD erwarten zu können, und erst auf 128 Junge kommt ein Individuum der noch blasseren Sorte Cygbd. Man kann in solchen Fällen wohl behaupten, daß durch die wiederholten Kreuzungen pigmentärmere Rassen hervorgerufen sind, aber man darf daraus nicht schließen auf eine Verunreinigung („contamination") der Gameten durch unvollkommene Spaltungen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Scheckung auf einer besonderen Erbeinheit beruht, die in verschiedenen Intensitätsgraden vorkommt, in ähnlicher Weise wie die einfarbigen Sorten in einer D- und einer d-Form vorkommen. CUÉNOT (1907) nimmt an, daß diese Abstufungen p^1, p^2 p^3 . . . so zueinander stehen, daß jede vorhergehende dominiert über die nachfolgenden. Man kann dann mit CASTLE von „varying states of activity" sprechen, darf aber nicht glauben, die Theorie der reinen Spaltungen dadurch erschüttert zu haben.

Diese Theorie führt uns mit solcher Sicherheit auf dem Gebiete der Farbenvererbung der Mäuse, daß wir sie nur verlassen sollten, wenn die Tatsachen, wie bei der intermediären Vererbung, mit ihr unvereinbar sind. Ich habe bei meinen zahlreichen Kreuzungen keine Abweichungen von der MENDELschen Regel beobachtet bezüglich dieser Farbenmerkmale. Die Vererbung des Haarkleides hängt bei einer Maus nicht davon ab, wie viele Voreltern wildfarbig oder schwarz oder graugelb gewesen sind, sondern nur davon, welche Erbeinheiten sich in ihrer Zygote zusammenfanden. GALTONs Theorie vom Ahnenerbteil versagt hier vollständig. Weiter unten werde ich ausführen, daß es auch Eigenschaften gibt, die sich keiner der bis jetzt bekannten Erbregeln fügen wollen.

Dominanzwechsel.

Da ich oben erwähnte, daß MORGAN dieses Prinzip zu verwerten gesucht hat, so möchte ich hervorheben, daß ich demselben eine große Bedeutung zuschreibe und glaube, daß wir in Zukunft immer mehr hierher gehörige Beispiele kennen lernen werden. Ich verstehe darunter, daß ein dominantes Merkmal unter Umständen plötzlich rezessiv werden, sowie daß der umgekehrte Fall eintreten kann. Dagegen haben die hierher gehörigen Erscheinungen nichts zu tun mit sogenannter unvollkommener Dominanz, bei der die Merkmale eines allelomorphen Paares sich gegenseitig beeinflussen. Folgende Beispiele von Dominanz-

wechsel mögen hier erwähnt werden. Zunächst habe ich selbst einen Fall unter meinen Zuchten beobachtet. ♂ 278 wi und ♀ 281 wi waren entstanden aus ♂ 61 ge_2 × ♀ 110 w. Sie hatten beide die Gametenformel CcYGBbDd, wie folgende Uebersicht ihrer Nachkommen beweist.

Kasten 29. ♂ 278 wi × ♀ 281 wi = CcYGBbDd × CcYGBbDd =

	27 wi (D) :	9 wi (d) :	9 ge_2 (D) :	3 ge_2 (d) :	16 w
F_1 beobachtet:	13 „ „ +	7 „ „ +	1 „ „ +	1 „ „ +	10 „
berechnet:	13,5 „ „ :	4,5 „ „ :	4,5 „ „ :	1,5 „ „ :	8 „

Also ein kleiner Ueberschuß von wi (d) und w und dafür entsprechend weniger ge_2. Jene Geschwister ♂ 278 wi und ♀ 281 wi (Taf. 29) waren am 12. Sept. 1908 geboren. Sie müssen in ihrer gametischen Struktur nicht völlig gleich gewesen sein, denn nach Verlauf eines Jahres trat ein merkwürdiger Unterschied an ihnen hervor. Während das ♂ seine wi (D)-Färbung in typischer Weise beibehielt, traten beim ♀ 10 kleine über den Rücken zertreute weiße Flecke auf, die allmählich größer und größer wurden und nach einem halben Jahre das ganze Tier fast rein weiß färbten. Nur die Schnauzenspitze und die Ohren blieben grauschwärzlich und weisen zusammen mit einigen blaß-rauchgrauen Rückenflecken auf die ursprüngliche Pigmentierung hin. Hier muß also ein Dominanzwechsel eingetreten sein, indem entweder das bis dahin rezessive c plötzlich die Oberherrschaft gewann oder — was wahrscheinlicher ist — C sich in c verwandelte. Dann hatte das Tier die Formel ccYGBbDd, mußte also weiß aussehen.

Weiter gehören hierher vielleicht die von HÄCKER gezüchteten weißen Axolotl, welche ich oben schon erwähnt habe und die später pigmentiert wurden. Es hat sich bei ihnen entweder c in C umgewandelt oder es war C latent neben c von vornherein infolge von Gametenunreinheit vorhanden und wurde allmählich aktiv. Zur Erklärung des Polymorphismus des Weibchens von ***Papilio memnon*** nimmt DE MEIJERE (1910) an, daß in den Männchen die Erbeinheiten der weiblichen Flügelfarben vorhanden sind, und umgekehrt in den Weibchen die Faktoren der männlichen Flügelfarben. Nennen wir diese für die drei verschiedenen Weibchen W^1, W^2, W^3, so besitzen nach ihm die Männchen immer zwei weibliche Faktoren neben ihren männlichen Anlagen (MM). Sie haben also z. B. die Zusammensetzung: MM (W^1W^2) oder MM (W^2W^3) oder MM (W^1W^3) oder MM (W^2W^2) etc. Die Weibchen enthalten latent MM, sind also z. B. W^1W^1 (MM) oder W^2W^3 (MM), wobei W^1 (= ***Pap. achates***) $\rangle$ W^2 (= ***Pap. agenor***) $\rangle$ W^3 (= ***Pap. laomedon***). Sollte DE MEIJERE mit dieser Auffassung Recht behalten, so müßte ein Dominanzwechsel hier vorkommen, indem bald M $\rangle$ W, bald W $\rangle$ M ist. Weiter unten gehe ich auf die Biene näher ein und werde zeigen, daß wir dasselbe Prinzip für sie annehmen müssen, um die Entstehung der Geschlechter mit dem MENDELschen Schema in Einklang bringen zu können. Ein Dominanz-

wechsel wird ferner anzunehmen sein, wenn bei weiblichen Tieren im Alter plötzlich männliche Charaktere hervorbrechen (Bart alter Frauen, hahnenfedrige Hennen, gehörnte Ricken u. dgl.)

Ein Dominanzwechsel kann, wie es scheint, sich auch so äußern, daß die von denselben Eltern zu verschiedenen Lebenszeiten erzeugten Jungen verschieden ausfallen. v. BUTTEL-REEPEN (1904, p. 65) erwähnt, daß eine gelbe italienische Bienenkönigin, welche von einer dunklen deutschen Drohne befruchtet war, im ersten Jahr zahlreiche Mischlinge produzierte, im zweiten fast rein italienische, im dritten ausschließlich italienische Arbeiterinen lieferte. DZIERZON, v. BERLEPSCH, DATHE haben ähnliche Beobachtungen gemacht. Die dunkle deutsche Biene war vermutlich dominant, die italienische rezessiv. Zuerst traten $\widehat{DR}$-Formen auf, während später D zu R wurde.

Endlich sei hier noch an die Beobachtung von LANG (1908, p. 77) erinnert, daß bei Kreuzungen von gelben *Helix hortensis* mit roten *Helix nemoralis* in seltenen Fällen das rezessive Gelb zuerst dominierte und erst im späteren Alter von Rot verdrängt wird. Diese Beispiele berechtigen dazu, das Prinzip des Dominanzwechsels als Hypothese aufzustellen, zumal eine solche Aenderung nach der Grundfaktor-Supplementtheorie nicht schwer zu verstehen ist.

II. Die verschiedenen Formen der Entstehung von Blastovariationen.

Die zweite Aufklärung, welche die Deszendenztheorie der modernen Erblichkeitsforschung verdankt, betrifft die Frage nach der inneren Ursache des Auftretens neuer Formen. Die Kreuzungsexperimente zeigen auf das deutlichste, daß wir uns die in den Eiern und Samenfäden befindliche Erbsubstanz oder das Keimplasma zusammengesetzt denken müssen aus einer sehr großen Zahl kleinster Körperchen, von denen jedes entweder nur eine bestimmte morphologische oder physiologische Eigenschaft hervorruft oder von denen mehrere zusammenwirken müssen, um ein bestimmtes Merkmal zu erzeugen. Man nennt diese geheimnisvollen Körperchen Anlagen, Determinanten, Bestimmungskörperchen, Faktoren, Erbeinheiten (englisch: units), Pangene (DARWIN) oder (nach JOHANNSENs Abkürzung) Gene. Wenden wir letzteren Ausdruck hier an, so gibt es monogene und polygene Eigenschaften, je nachdem sie durch ein Gen oder durch mehrere veranlaßt werden. Wie wir uns diese Körperchen zu denken haben, ist vorläufig noch ein völliges Rätsel. Unserer Zeit entspricht es am meisten, sie nicht im Sinne der alten Präformationstheorie als wirkliche Anlagen vorzustellen, die zu dem betreffenden Merkmal auswachsen — was ja bei physiologischen Eigenschaften von vornherein ausgeschlossen ist — sondern als eine Art Enzyme oder

Reizkörper, welche die Wachstumsvorgänge in gesetzmäßiger Weise beeinflussen. Werden nun Angehörige derselben Rasse gekreuzt, so gelangen die gleichen Erbeinheiten zusammen und erzeugen daher wieder ein Geschöpf, welches mit den Eltern in allen Hauptpunkten übereinstimmt. Werden Individuen von verschiedenen Rassen gepaart, so sind gewisse korrespondierende Erbeinheiten verschieden, und diese können nun entweder paarweise verschmelzen, was zu intermediärer Vererbung führt, oder sie bleiben getrennt, wobei dann das dominante Gen das rezessive verdeckt und letzteres nicht zur Wirkung kommen läßt. Als ein Beispiel einer polygenen Eigenschaft habe ich im vorhergehenden die Haarfarbe unserer Hausmäuse an der Hand meiner Kreuzungsversuche ausführlich geschildert.

Fragen wir uns nun, in welcher Weise auf Grund dieser theoretischen Vorstellungen neue erbliche Eigenschaften entstehen und damit zu neuen Formen, mögen es Varietäten oder echte Arten sein, führen können, so sind verschiedene Wege denkbar, die wahrscheinlich auch alle von der Natur benutzt werden. DE VRIES hat in seiner „Mutationstheorie" den Versuch gemacht, etwas tiefer in die Probleme der Artbildung einzudringen. Er nennt jede Veränderung des Keimplasmas, also jede Blastovariation, eine Mutation [1]), drückt damit also dasselbe aus, was man bis dahin eine erbliche Variation nannte. Es soll nach ihm drei Modi der Mutabilität geben:

a) die progressive, bei der neue Erbeinheiten auftreten und die Entstehung neuer „elementarer Arten" (Mutationen) veranlassen;

b) die retrogressive, bei der eine Einheit latent wird und den Ausfall einer Eigenschaft hervorruft;

c) die degressive, bei der eine latente Anlage wieder aktiv wird und ein Merkmal der Vorfahren wieder sichtbar wird (Atavismus).

So richtig und wertvoll diese drei Kategorien sind, so erschöpfen sie noch keineswegs die theoretischen Möglichkeiten. Ich unterscheide auf Grund der Hypothese der Erbeinheiten die folgenden 7 Blastovariationen, welche in der Art ihrer Entstehung voneinander abweichen:

1. Kann sich eine Erbeinheit in ihrer chemischen Zusammensetzung etwas verändern und dadurch eine geringfügige Modifikation der von ihr ausgelösten Eigenschaften bedingen = einfache Blastovariation. Die bekannten

---

1) In meinem Buche über das Selektionsprinzip (1908, p. 283—322) habe ich ausführlich dargestellt, daß die DE VRIESsche Theorie prinzipiell nichts Neues darbietet, sondern sich ganz an WEISMANN anlehnt; sie hat sogar große Verwirrung angerichtet, indem DE VRIES über DARWIN so wenig unterrichtet war, daß er zwar die Worte „fluktuierende, kontinuierliche Variabilität" von ihm entlehnte, sie aber in ganz anderem Sinne brauchte, was endlose Mißverständnisse hervorgerufen hat. Dagegen sind die Kreuzungs- und Vererbungsversuche des holländischen Botanikers von großer Bedeutung gewesen und haben sehr anregend gewirkt. Ich vermeide in dieser Arbeit das Wort Mutation nach Möglichkeit, weil es von DE VRIES selbst in so verschiedenem Sinne — bald für Sprungvariationen, bald für höchst unbedeutende Abweichungen — gebraucht wird, daß man nie weiß, was damit gemeint ist.

Temperaturexperimente von STANDFUSS und FISCHER an Schmetterlingen und von TOWER am Kartoffelkäfer lassen sich in diesem Sinne deuten. Schematische Darstellung: Erbeinheit a wird zu a' = a → a'.

2. Es tritt eine völlig neue Eigenschaft auf Grund einer ganz neuen Erbeinheit auf = progressive Blastovariation. Das neue Gen b kann entweder aus einem alten, a, hervorgegangen sein, indem alle a sich in b verwandelten (= a → b), oder nur ein Teil der a-Einheiten veränderte sich, während ein anderer unverändert blieb (= a → a + b). Diese beiden Annahmen müssen gemacht werden, weil an der Hand vieler Beispiele gezeigt werden kann, daß die neue Eigenschaft die alte verdrängt oder neben ihr auftritt.

3. Die Erbeinheit wird latent und bedingt den plötzlichen Ausfall einer Eigenschaft (Haare, Hörner, Pigment etc.) = retrogressive Blastovariation [a → (a)].

4. Die latente Erbeinheit wird wieder aktiv = degressive Blastovariation [(a) → a]. Die durch Bastardierung erzeugten Atavismen, von denen weiter unten noch die Rede sein soll, sind hierfür geläufige Beispiele.

5. Mehrere Erbeinheiten, welche bis dahin jede für sich an verschiedenen Körperstellen bestimmte Eigenschaften auslösten, verändern sich irgendwie chemisch und vereinigen sich nun in ihrer Wirkung zur Erzeugung eines polygenen Merkmals. Eine so entstandene Blastovariation kann man eine synthetische nennen. Schema: a + b + c + d + ... → abcd. Es bleibt dabei gleichgültig, wie a, b, c, d .... entstanden sind, ob gleichzeitig oder nacheinander, ob aus demselben Gen oder aus verschiedenen, und ob die Synthese spontan in einem Individuum erfolgte oder durch Kreuzung zweier Rassen.

6. Die Erbeinheiten eines polygenen Merkmals verlieren ihren festen Verband und verteilen sich auf verschiedene Individuen, wodurch analytische Blastovariationen gebildet werden. Beispiel: die oben geschilderte Entstehung der Mäuserassen aus der wildfarbigen Stammform durch Zerfall des Genenkomplexes CcYyGgBbDd. Schema: abcd.... → ab oder ad oder bc oder abd etc.

7. Zwei oder mehrere Erbeinheiten verschmelzen vollständig zu einer neuen Einheit = Konfluenz-Blastovariation. Dieser Vorgang muß der intermediären Vererbung zugrunde liegen, weil die so entstandenen Merkmale konstant auf die folgenden Generationen übergehen und nicht weiter spalten. Schema: a + b → f.

Es ist aber nicht nötig, daß die durch f ausgelöste Eigenschaft genau die Mitte hält zwischen der zu a und der zu b gehörigen, sondern sie kann manchmal mehr nach der einen Seite neigen wie bei den goneoklinen Bastarden oder etwas ganz Neues erzeugen, wie bei einigen Fällen von neomorpher Vererbung. So

hat BATESON gezeigt, daß der einfache Hühnerkamm die Zusammensetzung pr hat, wobei p das rezessive Gegenstück zu P = Erbsenkamm und r dasselbe zu R = Rosenkamm bedeutet und daß die Kombination PR den Walnußkamm erzeugt. Es ist freilich sicher, daß pr und PR noch nicht zu je einer Einheit verschmolzen sind, denn sie lassen sich durch Kreuzungen auseinander reißen, aber es ist nicht einzusehen, warum in anderen Fällen nicht eine solche Konfluenz eintreten sollte, nachdem die betreffenden Erbeinheiten sich gleichsam aneinander gewöhnt haben. So hat CASTLE darauf hingewiesen, daß wenn schwarze und rote Meerschweinchen gekreuzt werden, sie in der Regel dem MENDELschen Schema folgen, d. h. die erste Generation ist schwarz und spaltet dann in der nächsten in 75 Proz. schwarze und 25 Proz. rote. Die Faktoren für rot und für schwarz existieren also getrennt nebeneinander. Es gelingt aber durch wiederholte Kreuzung heterozygoter schwarzer Tiere (d. h. schwarzer, welche rot latent enthalten) eine besondere Sorte zu erhalten, welche schwarz aussieht, aber einzelne rote Flecke aufweist, und solche Tiere züchten rein, was beweist, daß die beiden Faktoren zu einer Einheit sich vereinigt haben müssen. Die Botaniker zweifeln gegenwärtig nicht mehr daran, daß in seltenen Fällen neue konstante Arten durch Kreuzung zweier verwandter Arten entstanden sind, was zu demselben Schlusse zwingen würde. Die künstlich durch Kreuzung erzeugten Mosaikbastarde pflegen zu spalten, aber wir kennen viele gesperberte Wildformen, welche konstant vererben, bei denen also wahrscheinlich zwei oder mehrere Erbeinheiten fest verwachsen sind.

Es ist sehr wohl möglich, daß noch mehr als 7 Modi der Entstehung von Blastovariationen vorkommen, aber es hat vorläufig keinen Zweck, die Spekulation weiter zu treiben, als sie durch Tatsachen gestützt werden kann. Da die Erbeinheiten hypothetische Körperchen sind, welche sich unter dem Mikroskop nicht nachweisen lassen, so kann ein Skeptiker natürlich ihre Existenz bezweifeln, ebensogut, wie man das Vorhandensein von Atomen oder von Elektronen in Frage stellen kann. Wer aber an der Hand eigener Studien erfahren hat, wie sicher die Hypothese der Determinantenspaltungen durch das Labyrinth der Vererbungserscheinungen führt, der wird versuchen, auf diesem Boden weiterzubauen und wird dann an der Hand der Tatsachen zu jenen 7 Entstehungsweisen erblicher Abänderungen gelangen. Es liegt auf der Hand, daß damit nicht alle Rätsel gelöst sind, sondern daß durch sie nur 7 Wege zu weiterer Forschung vorgezeichnet werden. Der Begriff der Latenz bedarf gewiß noch der Aufklärung, aber es ist eine so alltägliche Erfahrung, daß wenn zwei chemische Körper auf einen Organismus einwirken, nur der eine sichtbare Veränderungen hervorruft und die Reizwirkung des andern aufhebt oder verdeckt, daß wir getrost mit ihm operieren dürfen, zumal die typischen Mendelome uns das vorübergehende Un-

sichtbarwerden des rezessiven Merkmals handgreiflich vor Augen führen. Bei der degressiven Blastovariation muß der umgekehrte Vorgang sich abspielen: ein dominantes Hemmnis fällt fort und die bis dahin verdeckte rezessive Eigenschaft bricht wieder hervor, wie wenn ich aus einer wildfarbigen Maus von der Zusammensetzung CcYGBD durch eine MENDELsche Spaltung C entferne und auf diese Weise einen Albino erzeuge.

Um die Entstehung synthetischer Blastovariationen zu verstehen, muß man berücksichtigen, daß dieselben Erbeinheiten wohl sicherlich in vielen Fällen auf ganz verschiedene Körper- und Organteile gleichzeitig einwirken, worauf ich weiter unten bei Erörterung des Korrelationsbegriffs zurückkomme. Wir sahen z. B., daß alle Y-Mäuserassen schwarze Augen, solche mit y rote Augen besitzen. Diese Determinanten beeinflussen also nicht nur die Farbe der Haare, sondern auch das Augenpigment. Da nun jeder höhere Organismus eine große Zahl von Erbeinheiten — vielleicht mehrere Tausende — besitzt, so können beim Auftreten einer Neubildung einige Erbeinheiten zusammen diese beeinflussen und so eine polygene Eigenschaft hervorrufen.

Wodurch werden nun Veränderungen des Keimplasmas veranlaßt, mag es sich um die Faktoren selbst oder ihre Kombination handeln? Können wir bestimmte Angaben über die eigentlichen Ursachen der erblichen Variabilität machen oder sind wir bei diesem Grundproblem der Deszendenzlehre auf bloße Vermutungen angewiesen? Ich meine, daß wir auf Grund der experimentellen Forschung der letzten Jahrzehnte zu bestimmten Schlüssen berechtigt sind. Der Anstoß zu solchen Veränderungen des Keimplasmas kann erfolgen:

a) ektogen, durch äußere Reize (Klima, chemische Zusammensetzung von Nahrung, Boden, Luft und Wasser), welche bis zu den Keimzellen vordringen;

b) amphimiktisch, durch gegenseitige Beeinflussung zweier Keimplasmen bei der Befruchtung;

c) somatisch, indem Veränderungen des Somas durch Gebrauch oder Nichtgebrauch oder besondere Lebensgewohnheiten die Keimzellen affizieren, gleichgültig ob sie hier „gleichsinnig“, d. h. im Sinne der Vererbung erworbener Eigenschaften oder nicht adäquat wirken;

d) entogen, spontan, aus innerer, nicht näher nachweisbarer Ursache.

Die ektogene Bewirkung wird allgemein zugegeben und bedarf keiner weiteren Erörterung an dieser Stelle. Ueber die Amphimixis als Quelle der Variabilität gehen die Meinungen insofern auseinander, als manche Forscher nur einen Teil der Blastovariationen auf sie zurückführen wollen, nämlich die degressiven, die analytischen, die synthetischen und die Konfluenzvariationen, hingegen bestreiten, daß ganz neue Eigenschaften durch Bastardierungen erzeugt werden können. Eine

solche Beschränkung erscheint mir unnatürlich. Zwischen den einfachen und den progressiven Blastovariationen gibt es keine scharfe Grenze, und wenn erstere als Folge von Kreuzungen nicht bestritten werden können, so wird man auch die Möglichkeit der letzteren zugeben müssen. Tritt bei einer Kreuzung plötzlich ein ganz neues Merkmal auf, so faßt man es vielfach als „atavistisch“ auf, ohne dabei zu bedenken, auf wie unsicherer Grundlage man hierbei nur zu oft steht. EWARTS Experimente, auf die oben schon hingewiesen wurde, haben gezeigt, daß bei der Kreuzung von Bergzebra (*Equus zebra*) und Esel an den Schultern und Hinterkeulen der Bastarde kleine runde Flecke auftreten und ebenso an der Gruppe der Bastarde von *Equus hemionus* X *Eq. Burchelli.* Eine solche Fleckenzeichnung ist von keiner Equide bekannt, also liegt es viel näher, hierin eine Neubildung zu sehen als einen Rückschlag.

Auf das viel diskutierte Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften will ich hier nicht ausführlich eingehen, sondern nur einen Gedanken äußern. Es ist nicht inkonsequent, wenn man die Keimplasma- und Determinantenlehre mit WEISMANN akzeptiert und trotzdem daran festhält, daß eine somatische Veränderung unter Umständen eine gleichsinnige Veränderung des Keimplasmas nach sich zieht. Die Erbeinheiten gelangen in alle Körperzellen und lösen hier bestimmte Eigenschaften aus, und es fragt sich, ob sie hierbei jede Verbindung, jede Reizbeziehung zu den Mutterdeterminanten verlieren oder nicht. Diese Frage ist experimentell bis jetzt noch nicht gelöst und beide Möglichkeiten können für die theoretische Betrachtung mit gleichem Recht herangezogen werden. Im Zeitalter der Radiumstrahlen wird niemand zu behaupten wagen, sei es unmöglich, daß eine Veränderung der somatischen Determinanten weiter geleitet wird bis zu denjenigen der Keimdrüsen. Eine solche Hypothese ist berechtigt, falls wir damit Tatsachen erklären können, denen wir sonst verständnislos gegenüberstehen[1]). Die Gegner des Lamarckismus machen sich ihre Aufgabe in der Regel viel zu leicht, wie man z. B. aus dem jüngst erschienen Aufsatz von ZIEGLER (1910) ersieht. Sie betonen unsere wachsende Erkenntnis auf Grund der Keimplasmatheorie und der Chromosomenforschung und behaupten, daß zufällige Blastovariationen ebensogut ein Organ vergrößern wie verkleinern können. Sie erklären uns aber nicht, wie es kommt, daß solche Variationen immer gerade dann sich einstellen, wenn der Wechsel der äußeren Verhältnisse und die hierdurch bedingte Aenderung der Lebensgewohnheiten sie erforderten und warum diese Keimplasmavariationen immer in Harmonie mit den Lebensverhältnissen blieben. Bei nützlichen Variationen (Anpassungen) kann das Selektionsprinzip diese Schwierigkeit mildern, wenn wir eine sehr vielseitige Variabilität voraussetzen;

1) Näheres hierüber in „Selektionsprinzip“ etc. p. 323—356.

bei den Rückbildungen aber versagt dieses Prinzip, sobald die rudimentären Organe den Wert indifferenter Merkmale erreicht haben, was in allen Fällen bald früher, bald später eintreten mußte. Als sich die Extremitäten der Schlangen und die Hinterbeine der Wale bis auf einen kleinen äußeren Anhang rückgebildet hatten, waren sie für das Tier gleichgültig und konnten ihm weder nützen noch schaden. Trotzdem ist die Rudimentation von Stufe zu Stufe weiter geschritten und hat bei den Schlangen auch den Schulter- und Beckengürtel entfernt. Es heißt auf jede Erklärung verzichten, wenn man einen solchen phyletischen Prozeß, der sich langsam im Laufe zahlloser Generationen abspielte, auf lauter zufällige in derselben Richtung wirkende Keimplasmavariationen zurückführt. Das hat WEISMANN sehr wohl empfunden und deshalb seine Germinalselektion ersonnen, ohne freilich damit zu überzeugen. Der Lamarckismus hält sich, weil zahllose gleichgültige oder auch direkt unvollkommene Merkmale beweisen, daß man die Macht der natürlichen Auslese nicht überschätzen und nicht zu sehr mit dem Zufall rechnen darf, und weil die allgemeine Erfahrung lehrt, daß die Natur zur Erreichung ihres Zieles nicht immer bloß ein Mittel gebraucht. Solche Erwägungen vertragen sich vollständig mit rückhaltloser Anerkennung der Determinantenlehre, und man sollte beide Auffassungen nicht gegeneinander ausspielen.

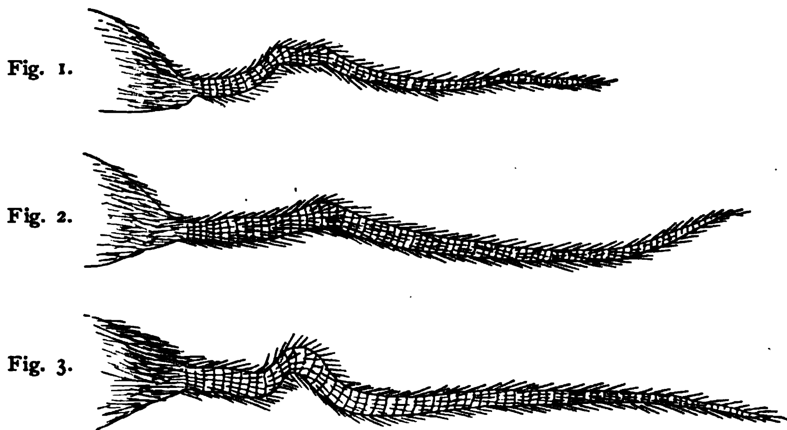
Die oben sub d aufgezählte Kategorie der entogenen Reize, welche zu erblichen Blastovariationen führen, ist rein hypothetischer Natur und zunächst nur ein Ausdruck für unsere Unkenntnis. Sie ist aber nicht zu umgehen, denn es gibt Tatsachen, welche keine andere Erklärung zulassen, als daß im Keimplasma eines Tieres plötzlich eine Veränderung vor sich geht, welche zunächst latent bleibt, aber später bei vereinzelten Nachkommen hervorbricht und dann vielfach einen hohen Grad von Erblichkeit zeigt. Dieser Gedanke ist nicht neu. DE VRIES unterschied eine „Prämutationsperiode", während welcher die innere Umwandlung des Keimplasmas eintrat und die sich vielleicht schon an der wilden amerikanischen Urform seiner *Oenothera lamarckiana* vollzog, um dann erst viel später in den europäischen Kulturen zu sichtbaren Mutanten zu führen. Ich habe unter meinen Mäusen eine eigentümliche, erbliche Abänderung bemerkt, welche ich als

Schwanzknick-Blastovariation

bezeichnen will, da der Schwanz eine, zuweilen auch zwei, oder sogar drei Stellen aufweist, an denen er mehr oder weniger geknickt ist. Diese pathologische Bildung kann in sehr verschiedener Weise sich äußern, wovon die Textfiguren 1, 2, 3 nur ein ungefähres Bild geben. Ich bezeichne die Veränderung mit Skv, wenn sie vorn in der Nähe der Schwanzwurzel, jedenfalls deutlich vor der Mitte liegt, mit Skm bei mittlerer und mit Skh bei terminaler Lage. Fig. 1



zeigt zwei solche Knicke und wurde daher abgekürzt: ♂ 1158 grge (2 Skv). Zuweilen befindet sich eine Knickung in der vorderen, eine zweite in der hinteren Schwanzhälfte, z. B, bei ♀ 1226 grge (Skm + Skh). In Fig. 2 ist die Abnormität nur geringfügig und fällt an dem toten Tier nur als ein kleiner Knoten auf, war aber im Leben gar nicht zu übersehen. Ueberhaupt ist an den lebenden Tieren auch ein sehr geringer Grad fast immer leicht zu erkennen, weil der Schwanz sehr häufig an der betr. Stelle im stumpfen Winkel abbiegt, was normalerweise nicht vorkommt. Wird das Tier in Spiritus konserviert, so sieht oder fühlt man hier oft nur eine ganz leichte Anschwellung. Auf welcher Knochenveränderung



Knickschwänze von Mäusen in natürlicher Größe. Fig. 1 von ♂ 1158 grge (2 Skv), Fig. 2 von ♀ 1139 grge (Skv), Fig. 3 von ♀ 348 ge (Skv).

ein solcher Schwanzknick beruht und wie die verschiedenen Grade aufzufassen sind, bedarf noch einer genaueren Untersuchung. Mir kommt es hier nur darauf an, zu zeigen, daß es sich um eine vermutlich spontan entstandene, erbliche Mißbildung handelt, welche nicht mendelt.

Die Schwanzknickmäuse sind in meinen Zuchten in drei verschiedenen Familien aufgetreten, welche in den beigefügten Stammbäumen mit A, B + C und D bezeichnet sind. B und C gehören zusammen und wurden nur der Uebersichtlichkeit wegen getrennt. Bei Tieren gleicher Färbung wurde diese nur einmal angegeben, z. B: ♂ 345, ♀ 347, 346 grge. Die Art der pathologischen Veränderung steht unter der Nummer des betreffenden Tieres, ist hier also nichts angegeben, so war der Schwanz normal. Die drei Familien A, B + C und D sind aber sehr wahrscheinlich alle entfernt miteinander verwandt, da sie sich zurückführen lassen auf einige weiße Mäuse (No. 1, 3, 4, 12 w), welche ich zusammen mit 12 gelben und schokoladebraunen Anfang März 1908 in der Tierhandlung von Reis, Berlin, kaufte. Alle diese Tiere befanden sich mit vielen anderen in

demselben Zuchtkasten. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß diese weißen Mäuse (No. 1, 3, 4, 12), welche wohl sicherlich nahe verwandt waren, latent die Schwanzknick-Determinante enthielten, denn überall, wo sie oder ihre direkten Nachkommen (♀ 110 w in D, und ♀ 112 w in A) mit silbernen, gelben oder braunen Mäusen gepaart wurden, trat jene Abweichung zwei, drei oder vier Generationen später plötzlich hervor. Betrachten wir zuerst den Stammbaum D, in dem die Kreuzungen solcher weißen Mäuse mit gelben oder braunen als Ausgangspunkt gewählt und daher mit P (Parentes) bezeichnet wurde. Alle Nachkommen der ersten und zweiten Generation (F_1, F_2), von denen natürlich nur ein kleiner Teil eingetragen werden konnte, waren normal. Plötzlich in F_3 zeigt sich ein Sk-Tier (♀ 930 wge (Skv)), dem dann in F_4 drei weitere folgen.

Dasselbe Bild zeigt der Stammbaum A, wobei zu berücksichtigen ist, daß ♀ 112 w eine Schwester von ♀ 110 w ist, also auch von ♂ 3, ♀ 4 w abstammt. Auch hier ruft die Paarung weiß × gelbsilbern in der zweiten Generation einen Knickschwanz hervor. In C tritt wie bei A in der vierten Generation hinter ♂ 3 w × ♀ 4 w der Knickschwanz auf. Nur bei B ließ sich die Einkreuzung von w nicht mehr nachweisen; da aber ♂ 9, ♀ 10 si, ♂ 15 schoc, ♀ 16 ge_2 aus demselben Zuchtkasten stammen, in dem jene und viele andere weiße Tiere sich aufhielten, so darf man annehmen, daß sie alle vier oder wenigstens in jedem Paar ein Tier mit ihnen verwandt waren. In den Stämmen A, C, D fließt nachweislich Blut jener vier weißen Mäuse No. 1, 3, 4, 12 und daher trat in ungefähr gleichem Generationenabstand bei ihnen dieselbe Abnormität auf; die Vermutung liegt daher nahe, daß auch die B-Familie aus dieser Quelle ihre Schwanzknickanlage erhielt. Ich sehe in diesen Verhältnissen eine Bestätigung des de Vriesschen Satzes, daß eine Mutation, d. h. eine erbliche Keimplasmaänderung in einer Rasse entstehen kann, ohne an ihr sofort äußerlich sichtbar zu werden. Sie bleibt latent, bricht aber plötzlich hervor, wenn jene Rasse mit einer anderen gekreuzt wird. Will man diese hypothetische Erklärung nicht akzeptieren, so bleibt es unverständlich, warum dieselbe Blastovariation nicht auch unter den vielen Hunderten von anderen Mäusen auftrat, die unter den gleichen äußeren Bedingungen gehalten wurden wie jene. Da irgendeine äußere Ursache für jene Keimplasmaveränderung nicht namhaft gemacht werden kann, so wird man an irgendeinen entogenen Reiz zu denken haben.

Die Annahme einer solchen vor mehreren Generationen entstandenen, aber zunächst latent gebliebenen Blastovariation darf natürlich nur gemacht werden, wenn die zugrunde liegenden Tatsachen sorgfältig geprüft sind und keine andere Deutung zulassen. Deshalb sei hier eines ähnlichen Falles gedacht, der meines Erachtens mit Unrecht für denselben theoretischen Gedanken verwertet worden

ist. HAGEDOORN (1908 und 1909b, p. 21) kreuzte die wilde Hausmaus (wi) mit Albinos (w) und erhielt folgenden Stammbaum:

P	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5
wi × w	wi	1 wi: 2 wi(w): 1 w	1 wi: 2 wi(w): 1 w	wi	s (3 Stück)

Woher stammten nun plötzlich die 3 schwarzen Mäuse? Verfasser meint, die wi(w) in F_2 hätten plötzlich mutiert und die Anlage einer schwarzen Rasse erzeugt, es sei diese aber erst 3 Generationen später sichtbar geworden. Zum Beweise führt er an, daß die wi (F_3) × braun [1]) = wi + s ergaben. Diese wi müssen also s latent enthalten haben, und dasselbe ergab sich für F_4, jedoch nicht für F_2, weshalb behauptet wird, daß im Keimplasma von F_2 jene Veränderung eingetreten sein soll. Diese Beweisführung kann ich nicht anerkennen. Es fragt sich, ob die wi(w) in F_2 die Zusammensetzung: CcYGBD oder diejenige CcYGgBD hatten. Im letzteren Falle konnten schwarze Individuen in den folgenden Generationen leicht auftreten, denn schwarz ist CYgBD. Die Probekreuzungen mit braun (= CYgbD) verlaufen so:

1) CcYGBD × CYgbD = CYGgBbD + CcYGgBbd = wi + wi

2) CcYGgBD × CYgbD = CYGgBbD + CYgBbD + CcYGgBbD + CcYgBbD = 2 wi + 2 s
= wi + s + wi + s

Hätte nun HAGEDOORN diese Kreuzung bis zur Erzielung einer größeren Nachkommenschaft — sagen wir etwa 10 Stück — fortgesetzt, so könnte er sich ein Urteil erlauben, ob die Paarung nach 1) oder nach 2) vorgenommen wurde. Er hat aber sicher nur mit ganz kleinen Zahlen gearbeitet, wie aus seinem Satze hervorgeht „because of inbreeding there were only two of each preceding generation". Daher kann er nach 2) gekreuzt haben, wobei der Zufall es fügte, daß die schwarzen ausblieben. Es besteht somit die größte Wahrscheinlichkeit, daß die Stammeltern P die Formeln hatten: CYGBD × cYgBD = CcYGgBD(F_1), mit anderen Worten, die charakteristische Erbeinheit g der schwarzen Rasse wurde durch den Albino-Stammelter eingeführt und machte sich in F_4 bemerkbar. Hätte HAGEDOORN jede Kreuzung länger fortgesetzt, so würde er schon in F_2 erhalten haben 9 wi : 3 s : 4 w.

Kehren wir nach diesem kleinen Exkurs, welcher beweisen soll, wie vorsichtig man mit der Annahme latenter Mutationen sein muß, zu unserer Schwanz-

1) In der Arbeit 1909b steht schwarz, was im Effekt auf dasselbe hinauslaufen würde.

knickvariation zurück. Die Verteilung dieser Mißbildung auf die verschiedenen Farbenrassen zeigte folgendes Bild. Es fielen auf:

grge	ge	si	wge	s
20	12	5	4	1

Unter diesen hatte nur das eine schwarze Tier schwarze Augen, alle übrigen hatten rote Augen. Nach der Natur der Kreuzungen konnten schwarzäugige Individuen, also Y-Formen, nur in wenigen Individuen auftreten, so daß der Schluß noch nicht sicher ist, daß die dunkeläugigen Rassen sich einer Art Immunität erfreuen; immerhin ist er wahrscheinlich, denn die 7 schwarzäugigen Nachkommen (3 wi + 4 ge_2) eines Sk-Tieres waren sämtlich normal. Rechnet man zu den Sk-Tieren ihre normalen Geschwister hinzu und berechnet den Prozentsatz der pathologischen Individuen, so ergibt sich:

von 62 grge-Tieren waren 20 = 33 Proz. mit Schwanzknick
„ 24 ge- „ „ 12 = 50 „ „ „
„ 17 si- „ „ 5 = 29 „ „ „
„ 12 wge- „ „ 4 = 33 „ „ „

Die reingelben neigen also offenbar ganz besonders zu dieser Abweichung, indem die Hälfte befallen wird, während die graugelben, weißgelben und silbernen nur zu $^1/_3$ erkranken. Auch die verschiedenen Formen des Schwanzknicks sind verschieden häufig, wie folgende Uebersicht zeigt. Es traten auf:

Skv	Skm	Skh	Skv + Skh	Skm + Skh	3 Sk
20mal	7mal	9mal	4mal	1mal	1mal

Also in ungefähr der Hälfte aller Fälle befindet sich die Veränderung an der Schwanzwurzel, und die besonders stark ausgeprägten Schwanzknicke sitzen immer hier.

Die Weibchen erkranken bedeutend häufiger (62 Proz. = 26 Fälle) als die Männchen (38 Proz. = 16 Fälle).

Die Erblichkeit hängt in hohem Maße davon ab, ob beide Eltern oder nur einer einen Schwanzknick besitzt und ob der normale Elter Geschwister mit Sk besitzt oder nicht. Es zeigt sich dies sehr deutlich, wenn man die Eltern in verschiedene Kategorien sondert und den Prozentsatz der normalen Nachkommen zu den Sk-Tieren berechnet.

Eltern	Zahl der normalen Jungen	Zahl der Sk-Nachkommen	Prozentsatz der Sk unter den Jungen
a) beide mit Sk	1	9	90 %
b) der eine Sk, der andere normal, aber Bruder oder Schwester von Sk	16	5	24 %
c) der eine Sk, der andere normal und nicht Bruder oder Schwester von Sk	19	10	34,5 %
d) beide Eltern normal, aber beide Geschwister von Sk	18	9	33 %
e) beide Eltern normal, aber der eine Bruder oder Schwester von Sk	6	1	14 %

Wenn die Zahl der beobachteten Fälle auch nicht groß ist, so tritt doch klar zutage, wie sehr die Erblichkeit davon abhängt, ob beide Eltern (a) oder nur der eine (b, c) einen Schwanzknick besitzt. Die 24 Proz. der Gruppe b sind wahrscheinlich zu niedrig ausgefallen, denn in c und d ist der Prozentsatz höher. Eine größere Beobachtungsreihe wird die Prozentzahl für b vermutlich auf 40—50 erhöhen, so daß dann von a—e ein allmähliches Nachlassen der Erblichkeit zu konstatieren sein wird. Jedenfalls tritt die Erkrankung um so seltener auf, je weniger direkt die Tiere mit einem Sk-Individuum verwandt sind. Dies würde für eine Art intermediärer Vererbung sprechen, doch verläuft die Uebertragung nicht genau nach dem Schema einer solchen, sondern in einer unregelmäßigen Weise, ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit. Wenn ein normales Tier mit einem leicht erkrankten gepaart wird, so können unter den Nachkommen sehr intensive Grade der Abnormität auftreten anstatt der zu erwartenden Aufhebung oder Abschwächung, und umgekehrt können auch unbedeutende Schwanzknicke erzeugt werden von starkbelasteten Eltern. Es wird also nur die Mißbildung im allgemeinen übertragen, nicht die besondere, bei den Eltern vorhandene Form derselben, wie dies in gleicher Weise nach BARFURTH (1908, 1909) auch für die Hyperdactylie der Hühner gilt. Wir flüchten uns, um unsere Unkenntnis zu verbergen, dann hinter das Wort „individuelle Disposition".

Ferner ist es klar, daß hier kein Mendelom vorliegt. Ich glaubte anfangs die Sache so auffassen zu können, daß Sk rezessiv ist, aber etwa 10 Proz. Abweichungen aufweist. Dann wäre Gruppe a = R $\times$ R = R + 10 Proz. D und Gruppe e = D $\times$ D = D + 10 Proz. R. Aber bei den Gruppen b, c, d kommen wir mit dieser Ansicht nicht durch: bei b müßte man erwarten R $\times$ DR = 1 D : 1 R, bei c R $\times$ D = DR und bei d DR $\times$ DR = 3 D : 1 R, was in keiner Weise zu den Beobachtungen paßt.

Wir können also sagen: die Vererbung des Knickschwanzes bei Mäusen folgt nicht der MENDELschen Regel und nähert sich der intermediären Vererbungsform nur im allgemeinen, indem die Uebertragung auf die nächste Generation um so wahrscheinlicher ist, wenn beide Eltern die Abnormität besitzen oder derartige Geschwister haben. Welche Gesetzmäßigkeit hier obwaltet, bleibt noch festzustellen. Die große Variabilität der Mißbildung läßt vermuten, daß hier mehrere Erbeinheiten zugrunde liegen, die bei genauerer Analyse vielleicht doch noch auf das MENDELsche Schema zurückgeführt werden können.

III. Kontinuierliche und diskontinuierliche Variabilität.

Noch eine andere allgemeine Frage der Abstammungslehre wird durch die Ergebnisse der experimentellen Erblichkeitsforschung geklärt. Es ist ein

altes, viel diskutiertes Problem, ob die phyletische Entwicklung immer nur in kleinen Schritten vor sich geht oder ob nicht zuweilen auch größere sprungartige Fortschritte eintreten können. DARWIN war bekanntlich der ersteren Meinung, während sein Freund und energischer Vorkämpfer HUXLEY hierin nur einen Hemmschuh für die Entwicklungslehre sah und auch mit der Möglichkeit sprungartiger Veränderungen rechnen wollte. Hält man sich an die Tatsachen der Paläontologie, so wird man zu der DARWINschen Ansicht gedrängt, denn überall, wo überhaupt eine recht vollständige fossile Serie vorliegt (*Planorbis multiformis* und andere Schnecken, Pferdeentwicklung), können wir ganz allmähliche Uebergänge konstatieren. In demselben Sinne sprechen auch die Tatsachen, welche sich aus der Systematik und der vergleichenden Anatomie ableiten lassen, wie ich dies an anderer Stelle dargetan habe [1]). Also diese drei großen Gebiete weisen darauf hin, daß die phyletische Entwicklung sich in der Hauptsache in kleinen Schritten vollzogen hat, gleichsam nach dem Satze des alten LINNÉ: Natura non facit saltus. Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente müssen uns aber bezüglich dieses Schlusses zur Vorsicht ermahnen. Bei unseren Hühnern gibt es z. B. vier Hauptformen der Kämme, den gewöhnlichen Zackenkamm, den Rosenkamm, den Erbsenkamm und den Walnußkamm, welche total verschieden aussehen, sich aber nach den BATESONschen Untersuchungen zurückführen lassen auf 2 dominante und 2 rezessive Erbeinheiten (R, P — r, p). Sind die rezessiven vereinigt (= rrpp), so haben wir den gewöhnlichen Kamm vor uns, RR oder Rr bilden den Rosenkamm, PP oder Pp bilden den Erbsenkamm und aus der Kreuzung der beiden letzteren entsteht der Walnußkamm (PR). Es ist nun nicht anzunehmen, daß die Züchter auf diese für den Wert der Tiere ganz gleichgültigen Merkmale besonders geachtet und sie durch Selektion allmählich ausgebildet haben. Es bleibt nur die Annahme übrig, daß die Faktoren des einfachen Kammes (r, p) sich plötzlich in ihrer chemischen Struktur veränderten, und daß diese vielleicht nur geringfügige molekulare Umlagerung einen sehr großen morphologischen Effekt hatte. Wissen wir doch aus der physiologischen Chemie, daß, wenn irgendein Körper sich etwas verändert, z. B. ein C- oder H-Atom verliert, dadurch seine physiologischen Wirkungen ganz erheblich umgestaltet werden können. Uebertragen wir diesen Gedanken auf die Erbeinheiten, so wird uns manches begreiflich. Eine holländische Hühnerrasse, die Bredas, besitzen im männlichen Tier nur ein winziges Rudiment des Kammes in Gestalt zweier Warzen, im Weibchen überhaupt keine Spur desselben, aber sie haben nach den Untersuchungen von BATESON die Fähigkeit, einen Kamm zu verdoppeln. Werden sie gekreuzt mit einem Tier mit gewöhnlichem einfachen Kamm, so erhalten die Nachkommen

1) Selektionsprinzip, p. 117 ff.

einen Doppelkamm. Diese Gabe eines Tieres, ein Organ im Bastard zu verdoppeln, welches ihm selbst ganz oder fast ganz fehlt, kann natürlich nicht allmählich erworben, sondern muß sprungartig entstanden sein.

Derartige Erfahrungen drängen zu dem Schlusse, daß zwischen den Anhängern einer diskontinuierlichen sprunghaften und einer kontinuierlichen allmählichen Evolution in Wirklichkeit kein Gegensatz besteht, sondern daß beide Heerlager bis zu einem gewissen Grade Recht haben. Die phyletische Entwicklung ist diskontinuierlich in den Veränderungen der Determinanten, sie ist in den meisten Fällen kontinuierlich in den sichtbaren Effekten derselben. Daß erbliche Variationen bei einer Art die schönsten Uebergänge von dem einen Ende der Reihe bis zum anderen bilden können, läßt sich an vielen Beispielen nachweisen. Ich erinnere nur an die oben geschilderten Variationen im Haarkleid der Mäuse, welche sich zu einer Reihe mit fast unmerklichen Abstufungen von der Wildfarbe bis zu den weißen hin anordnen lassen, wenn die schwarzen und die braunen beiseite gelassen werden. Dagegen lassen sich die Schwarzen als ein Seitenzweig an die Dunkelwildfarbigen (No. 2) und die Braunen als ein anderer Seitenzweig an die Gelbsilbernen anschließen. Die kontinuierliche oder fluktuierende Variabilität, wie DARWIN sich ausdrückte, wird bei der Haarfarbe der Mäuse bewirkt erstens durch besondere Erbeinheiten (D, d, Y, y), welche die Quantität des Pigments beeinflussen, zweitens durch die rezessive Determinante c, welche dasselbe ganz aufhebt, und drittens durch die verschiedene Kombination der Elemente dieses polygenen Merkmals. Ebenso lassen sich die zahlreichen Bändervariationen von *Helix hortensis* und *H. nemoralis* zu mehreren kontinuierlichen Reihen anordnen, obwohl sie alle oder fast alle erblicher Natur sind. Nur sind hier die Erbformeln noch nicht bekannt, so daß sich nicht genau angeben läßt, wie die Uebergänge zustande kommen. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß die Verhältnisse hier wie bei den Mäusen sind, indem verstärkende, abschwächende oder gar aufhebende Faktoren vorkommen und Abstufungen schon durch die verschiedene Kombination der Erbeinheiten bewirkt werden. Mit diesen erblichen Fluktuationen [1]) sind natürlich nicht zu verwechseln die auf den Schwankungen der äußeren Reize (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrungsmenge etc.) beruhenden Somationen, die sich bei größerem Individuenmaterial in der Regel ebenfalls zu kontinuierlichen Reihen anordnen lassen.

---

1) Ich brauche dies Wort im Sinne DARWINS, der darunter kontinuierliche erbliche Variationen verstand.

IV. Artbegriff und Beurteilung natürlicher Variationen.

Die Lehre von den Erbeinheiten muß weiter einwirken auf unsere Beurteilung der in der freien Natur beobachteten Variationen. Wir werden sie zunächst daraufhin prüfen, ob sie erblicher oder nichterblicher Natur sind. Ist das variierende Merkmal kompliziert, setzt es sich aus vielen Bestandteilen der Farbe, Zeichnung oder Struktur zusammen, so ist es vermutlich polygener Natur und läßt auf das Vorhandensein zahlreicher Abänderungen schließen. Wir dürfen ferner die alte Auffassung nicht mehr als völlig einwandfrei ansehen, daß eine Varietät um so mehr Anspruch darauf hat, den Uebergang zu „guten Arten" zu bilden, je mehr sie morphologisch von der Stammform abweicht. Dieser Satz ist zwar im allgemeinen richtig, erleidet aber viele Ausnahmen. Die Albinismen und Melanismen entstehen oft nur durch Aenderung einer Erbeinheit (bei Mäusen die Albinos aus den Wildfarbigen durch c statt C, die Schwarzen durch g statt G), wobei der äußere Effekt sehr groß, die sexuelle physiologische Entfremdung gleich Null ist. Man wird die morphologische Artumgrenzung aus praktischen Gründen nie entbehren können, aber wirklich maßgebend für die Entscheidung, ob zwei Formen zu einer Art gehören oder nicht, kann nur ihr Verhalten bei der Kreuzung sein. Volle Fruchtbarkeit ist das Zeichen der Zugehörigkeit zu derselben Art, verminderte ein Beweis beginnender Artspaltung, fehlende Vermehrungsfähigkeit ein solcher für vollzogene Trennung, mögen die morphologischen und biologischen Gegensätze groß oder klein sein. Dazu kommt dann, daß Varietäten überwiegend mendeln, echte Arten der intermediären Vererbung folgen.

Es verdient auch hervorgehoben zu werden, daß die Kenntnis der MENDELschen Regel uns gestattet, die in der Natur beobachteten Variationen richtig zu beurteilen und die primären Blastovariationen (Mutationen) zu unterscheiden von den sekundär durch Kreuzung entstandenen Formen. In der Regel wird sich aus der Häufigkeit der Tiere erkennen lassen, welches die Stammform ist und ob eine oder mehrere Mutationen aus ihr hervorgegangen sind, welche dann durch Paarung mit der Stammart und unter sich einen Komplex verschiedenartiger Formen erzeugt haben. Weichen die Eltern in 2 Merkmalspaaren (dihybride Kreuzung) voneinander ab, so resultieren in F_2 bekanntlich 4 äußerlich verschiedene Sorten von Nachkommen, bei einer trihybriden Kreuzung 8 verschiedene Formen. Wer diese Verhältnisse nicht kennt, kann leicht diese 8 Formen als gleichwertig ansehen und glauben, es handele sich um 8 völlig unabhängig voneinander aufgetretene Variationen, während in Wirklichkeit nur eine Mutation mit drei neuen Merkmalen durch eine plötzliche Veränderung des Keimplasmas hervorgerufen wurde. Ein Beispiel möge das Gesagte näher erläutern. R. E. LLOYD (1909)

hat die Tiefseefische der indischen Investigator-Expedition bearbeitet. Bei den Andamanen wurde eine neue Malthide entdeckt, welche den Namen ***Malthopsis triangularis*** erhielt und deren 21 Exemplare in 5 Varietäten (v, w, x, y, z) zerfielen. Sie waren an 4 Lokalitäten (A, B, C, D) unter 21 Stationen an der Ostseite jener Inseln in 200—400 Faden gedredscht worden, die sich von Nord nach Süd so verteilen: B—C————A————D, d. h. B und C lagen dicht beieinander, während A und D durch größere Abstände getrennt waren. Jene 21 Tiere verteilen sich so

Bei	A	wurden gefunden	2 v, 2 w, 1 x
„	B	„ „	1 v, 6 w
„	C	„ „	1 v, 1 w, 2 y
„	D	„ „	3 w, 2 z

Die 5 Varietäten der äußerlich sehr an ***Malthe vespertilio*** erinnernden, aber von ihr durch einen Schnauzenstachel unterschiedenen Art differierten in 3 Merkmalen, in der Breite des Körpers, in der Anordnung der Hautknochen und in der Beschaffenheit der Subopercularspitze. Nach der Breite ließen sich 3 Sorten unterscheiden: schmale (s), mittlere (m) und breite (b), während die Hautknochen regelmäßig (r) oder unregelmäßig (u) angeordnet waren, wobei ich hinsichtlich der Details auf die Originalarbeit verweisen muß. Der Charakter der Subopercularspitze war korrelativ verbunden mit den Hautknochen: bei regelmäßiger Anordnung lief sie in 4 Stacheln aus, bei unregelmäßiger trug sie etwa ein Dutzend kleine Höcker, von denen zuweilen der eine oder der andere besonders groß war und so den Uebergang zum vierstacheligen Typus vermittelte.

So ergaben sich folgende 6 Kombinationen, von denen aber die eine (letzte Kolumne) nicht beobachtet wurde:

Körperbreite	schmal (s)		mittel (m)		breit (b)	
Hautknochen	r	u	r	u	r	u
Bezeichnung des Typus	x	v	w	y	z	
Gefundene Exemplare	1	4	12	2	2	—
Lokalität	A	A, B, C	A, B, C, D	C	D	
Beschrieben als		*Malthopsis lutea*			*Malthopsis triangularis*	

Lloyd hält den Typus v = ***Malthopsis lutea*** mit Recht für die Stammform, denn sie ist im indischen Ozean in mäßigen Tiefen weit verbreitet und wurde von der „Valdivia" in einem Exemplar auch an der afrikanischen Küste gefunden. Die vier übrigen Typen (x, w, y, z) hält er für Mutationen, welche unabhängig voneinander entstanden sind nach Art der de Vriesschen *Oenothera*-Unterarten. Aus der Tatsache, daß w an allen 4 Lokalitäten gefunden wurde, schließt der Verfasser, „that it is a hardy and progressive form which is fast becoming established as a new species". Typus z wurde mit einem besondern lateinischen

Namen (*M. triangularis*) belegt, weil er von v besonders stark abwich, aber LLOYD fügt hinzu, „that the other types w, x and y have almost as good a claim to specific rank“.

Auf Grund der MENDELschen Regel läßt sich nun mit größter Wahrscheinlichkeit behaupten, daß x, w, y und z nicht vier selbständige Mutationen von v sind, sondern die Stammform *lutea* erzeugte nur eine Mutation *triangularis* (z) und x, w, y sind Kreuzungsvariationen, zu denen sicherlich später noch diejenige der letzten Kolumne gefunden werden wird. Dabei erweist sich die regelmäßige Anordnung der Hautknochen (r) der Mutation als dominant über die unregelmäßige (u) der Stammform, während die Querdimensionen nach dem Zea-Mendelom zu einem Mittelprodukt sich vereinigten: $b \times s = m$, was ich durch $\widehat{bs}$ bezeichnen will.

Daraus ergibt sich folgendes Schema:

P :	*M. lutea* (s, u) × *M. triangularis* (b, r)		
F_1:	r (u) $\widehat{bs}$		
	d. h. der Bastard entspricht dem Typus w = rm		
F_2:	schmal	mittel	breit
	r : u	r : u	r : u
berechnet :	3 : 1	6 : 2	3 : 1
beobachtet:	1 : 4	12 : 2	2 : —

Für den mit den MENDELschen Berechnungen nicht vertrauten Leser sei folgendes hinzugefügt. F_1 bildet die Gameten rb, rs, ub, us, woraus 16 Kombinationen resultieren, deren äußere Erscheinung durch = angedeutet ist.

rb rb = rb	rb rs = rm	rb ub = rb	rb us = rm	rs rb = rm	rs rs = rs	rs ub = rm	rs us = rs
ub rb = rb	ub rs = rm	ub ub = ub	ub us = um	us rb = rm	us rs = rs	us ub = um	us us = us

3 rs : 1 us : 6 rm : 2 um : 3 rb : 1 ub.

Auf den ersten Blick kann es nun scheinen, als ob die berechneten Zahlen mit den beobachteten wenig übereinstimmen. Es muß aber berücksichtigt werden, daß unter den 12 gefangenen rm-Tieren solche von F_1 und von F_2 sich befinden. Es läßt sich nun freilich nicht ermitteln, wie viele Individuen auf jede Generation fallen; daher ist es erlaubt, sie gleichmäßig zu verteilen, so daß auf F_2 nur 6 rm kommen. Ferner muß us in der Ueberzahl vorhanden sein, weil sie die Stammform darstellt. Rechnen wir daher von den 4 gefangenen Tieren die Hälfte zur Stammform, so ergibt sich:

	rs	us	rm	um	rb	ub
korrigierte Beobachtung:	1	2	6	2	2	—
berechnet	3	1	6	2	3	1

Dies ist eine Uebereinstimmung, wie sie bei so kleinem Material nicht genauer erwartet werden kann und unsere Auffassung völlig berechtigt erscheinen läßt. Trotz des anscheinend so großen Formenreichtums handelt es sich nur um eine Mutation, welche mit der Stammart dihybride Kreuzungen bildete.

Dieses Beispiel zeigt, daß auch der Systematiker die MENDELsche Regel mit ihren Folgerungen genau kennen muß, wenn er die in der Natur beobachteten Varietäten richtig, d. h. phylogenetisch beurteilen will. Der Schluß von LLOYD, daß der Typus w besonders rasch zu einer selbständigen Art werden wird, läßt sich z. B. nicht aufrecht erhalten, denn ihr numerisches Uebergewicht und die hieraus sich ergebende weitere Verbreitung müssen erklärt werden aus der Dominanz von r über u und aus dem Verhältnis $b \times s = m$. Falls nicht die Selektion eine oder einige jener Formen begünstigt, werden sie alle immer wieder auftreten und keine ist dazu prädestiniert, zu einer selbständigen Art zu werden.

V. Die Atavismen und ihre Einteilung.

Ein weiteres Kapitel der Abstammungslehre, welches durch die Kreuzungsexperimente in ein helleres Licht gerückt wird, sind die sogenannten Atavismen, d. h. die Rückschläge auf einen früheren phyletischen Zustand. Es wird zuweilen eine Variation beobachtet, die mit einer Eigenschaft der mutmaßlichen Vorfahren übereinstimmt, also z. B. ein Pferd mit drei Hufen oder mit zebraartiger Querstreifung an den Beinen, ein Mensch mit einem kleinen Schwanzanhang oder mit einer an eine Kiemenspalte erinnernden Halsfistel oder mit einer übermäßigen, affenähnlichen Behaarung des ganzen Körpers, ein Huhn von der Färbung des ***Gallus bankiva.*** Früher hielt man solche Atavismen für sehr seltene Vorkommnisse, die durch irgendeinen Zufall hervorgerufen seien, sich aber nicht künstlich und mit Regelmäßigkeit erzeugen ließen. Jetzt kennen wir eine ganze Anzahl von Rückschlägen, die sich mit absoluter Sicherheit jederzeit durch Kreuzung hervorbringen lassen. Fast alle die weißen Mäuse mit roten Augen, welche in unseren hygienischen Instituten zu Impfzwecken gebraucht werden, enthalten die Wildfarbe latent in sich, d. h. genauer gesprochen, die oben erwähnten Faktoren Y und G, welche das schwarze, braune und gelbe Pigment in den Haaren so beeinflussen, daß mehr oder weniger genau die Farbe der wilden ***Mus musculus*** resultiert. Unter sich pflanzen sich solche weißen Mäuse ganz rein fort und geben immer nur Albinos mit roten Augen. Werden sie aber gepaart mit

gelben, braunen, schwarzen oder silberfarbigen Mäusen, so sind alle Jungen oder ein Teil derselben regelmäßig wildfarbig und von der Stammform nicht zu unterscheiden. Aus den oben gegebenen Erbformeln läßt sich sofort ersehen, welche Paarungen die atavistische Wildfarbe ergeben: alle diejenigen, welche die Erbeinheiten CYGB nebst D oder d in einer Zygote vereinigen.

Dieselbe Erscheinung kehrt bei Ratten und Meerschweinchen wieder, und ebenso lassen sich durch eine Kreuzung von braunen mit gelben Kanarien wieder grüne Finken erzeugen, welche den wilden Kanarienvögeln von Teneriffa zum Verwechseln ähnlich sind. In allen diesen Fällen ist das atavistische Merkmal polygener Natur und seine Erbeinheiten haben sich im Laufe der Stammesgeschichte mit oder ohne Einfluß des Menschen auf verschiedene Rassen verteilt. Wir haben es nun in der Hand, durch Auswahl der richtigen Rassen den atavistischen Charakter in dem Bastard wieder aufzubauen. Die alte Vorstellung, daß das Merkmal der Vorfahren durch viele Tausende von Generationen in latentem Zustande sich erhalten und plötzlich wieder aktiv geworden sei, trifft also für derartige Fälle nicht zu. Es wäre aber verfrüht, zu behaupten, ja es ist sogar unwahrscheinlich, daß alle Fälle von Atavismen in diese Kategorie fallen.

Denn darüber dürfte kein Zweifel herrschen, daß es kaum einen deszendenztheoretischen Begriff gibt, der in so verschiedenem Sinne angewendet, ja mit dem sogar vielfach Mißbrauch getrieben wird, als mit dem „Atavismus". Daher möchte ich hier eine Uebersicht der Erscheinungen geben, die als Rückschläge angesehen werden dürfen, also den Versuch einer Klassifizierung des Atavismus machen. Ich verstehe unter Atavismen Singularvariationen, welche je in einem oder in mehreren Merkmalen übereinstimmen oder jedenfalls sehr ähnlich sind mit den entsprechenden Eigenschaften weit zurückliegender Vorfahren, möge der genetische Zusammenhang mit den letzteren als nachgewiesen oder hypothetisch gelten. Wichtig ist die Hervorhebung der vereinzelt auftretenden Variation und der weit zurückliegenden Stammform, obwohl natürlich die Begriffe „vereinzelt" und „weit" sich nicht scharf umgrenzen lassen. Man darf nicht von Atavismus reden, wenn ein Merkmal nach einigen wenigen Generationen wieder auftritt, denn sonst müßte jede in F_2 wieder erscheinende rezessive Eigenschaft als Rückschlag angesehen werden und dann wären Atavismen so häufig, daß sie ihr besonderes Interesse verlieren würden. Ich stimme hierin mit KOHLBRUGGE (1897) gegen EMERY überein. Wenn die Mehrzahl der *Dytiscus*-♀ durch die Längsleisten und Furchen der Flügel an Carabiden, ihre mutmaßlichen Vorfahren, erinnern, so ist dies nicht eine atavistische, sondern eine primitive Eigenschaft, welche letztere sich bei den weiblichen Tieren ununterbrochen erhalten hat, während beim Atavismus an ein zufälliges Wiedererscheinen längst

verschwundener Charaktere gedacht wird. Diese beiden Erscheinungen müssen scharf auseinander gehalten werden, was durchaus nicht immer geschieht. Ebenso dürfen nicht Jugendstadien, wenn sie entsprechend der biogenetischen Regel ein früheres Stadium rekapitulieren, als atavistisch bezeichnet werden, es sei denn, daß es sich nicht um eine normale Erscheinung, sondern um eine Singularvariation handelt; die Fleckung der jungen Pumas und Löwen gehört also z. B. nicht in diese Kategorie. Alle Atavismen lassen sich in eine der folgenden Kategorien einordnen.

I. Hybrid-Atavismen. Sie treten auf an Bastarden, sowohl von Varietäten wie von Arten.

A. Polygener Hybrid-Atavismus: ein polygenes atavistisches Merkmal wird synthetisch durch Bastardierung hervorgerufen. Beispiele: Erzeugung der Wildfarbe bei Mäusen, Kaninchen, Meerschweinchen, Kanarien, welche Farbe konstant vererben kann in den folgenden Generationen. Die weißblühenden *Datura laevis* × *ferox* ergeben Bastarde mit blaßblauen Blüten; gewisse weißblühende Erbsen geben unter sich gekreuzt rote in F_1, welche F_2 spalten in 9 rot: 7 weiß; nach BAUR (1908) liefern bei *Antirrhinum majus* gewisse weiße Sorten × gewisse elfenbeinfarbige: rote F_1, welche spalten in 9 rot: 3 elfenbeinfarbig: 4 weiß. Die polygenen Hybrid-Atavismen können also konstant züchten oder auch spalten.

B. Monogener Hybrid-Atavismus: eine monogene latente atavistische Anlage wird nach einer Kreuzung plötzlich sichtbar. Beispiel: Auftreten von Querstreifen an den Beinen von Equusbastarden, deren Eltern sie nicht besaßen. EWART (1900, Fig. 31) bildet einen solchen Bastard ab aus der Kreuzung von Quagga ♂ × brauner arabischer Stute. Ein vor einigen Jahren von Tierbändiger HAVEMANN vorgeführter Bastard von Tiger ♂ × Löwe ♀ hatte Streifen an den Vorderbeinen, während diese bei den Eltern fehlten. Der Beweis, daß es sich in diesen Beispielen nur um eine Erbeinheit handelt, kann zwar zurzeit noch nicht erbracht werden, aber bei der Einfachheit der Merkmale ist es unwahrscheinlich, daß mehrere Faktoren vorliegen.

II. Spontan-Atavismen, welche ohne vorherige Rassenkreuzung plötzlich infolge eines äußeren oder inneren Reizes auftreten.

C. Degressiver Spontan-Atavismus: eine bis dahin latente Anlage wird wieder aktiv. Beispiele: Die hornlosen Galloway- und Suffolkrinder haben zuweilen Kälber mit kleinen, lose in der Haut hängenden Hörnern oder sie bilden sich im Alter. Erste Kralle am Hinterfuß von Hunden (und Katzen), und zwar solcher Rassen, welche sie für gewöhnlich nicht besitzen. Schollen und Flundern, welche auf der blinden Seite pigmentiert sind. Grüne Zweige an panachierten Pflanzen. *Oenothera cruciata* besitzt nach DE VRIES zuweilen herzförmige Blumenblätter an Stelle der linearen, was als Atavismus angesehen werden kann,

da *O. biennis*, *muricata* u. a. ebenfalls herzförmige Blütenblätter haben. Zuweilen läßt sich der auslösende Reiz mehr oder weniger erkennen oder erzeugen. Bei schlechter Lebenslage liefert die fünfblättrige Rasse von *Trifolium pratense* besonders viele dreiblättrige Atavisten. Manche Kälte-Aberrationen von Schmetterlingen sollen auf Rückschlag beruhen. Hierher auch die regenerativen Atavismen: zwei gleiche Zähnchenscheren bei Hummern und Krabben, 5 Finger an der Urodelenhand.

D. Progressiver Spontan-Atavismus: es tritt eine Neubildung auf, welche einen früheren phyletischen Zustand nicht genau, aber doch in ähnlicher Weise, wiederholt. Hierher rechne ich die polydaktylen Pferdefüße, die in der Regel den fossilen Stadien nicht genau entsprechen (vgl. REINHARDT, Pleiodaktylie beim Pferde. Anat. Hefte 36, p. 1—68), weshalb man nicht anzunehmen braucht, daß eine latente Anlage wieder hervorgebrochen ist. Der lange Zeitintervall wäre an sich kein Grund zu dieser Auffassung, denn wenn weiße Mäuse durch Hunderte von Generationen hindurch ihre latenten Anlagen unverändert weiter führen, so darf man zunächst annehmen, daß auch sehr lange Zeiträume einen solchen inaktiven Besitz nicht notwendigerweise verändern. Andererseits wäre es nicht richtig, hier jede Beziehung zu dem mehrfingerigen Zustand der fossilen Vorfahren zu leugnen und in einem solchen Falle überhaupt nicht mehr von Atavismus zu sprechen. An einem Menschen oder einem Hunde werden derartige überzählige Hufe nie auftreten, weil sie nicht „im Blute liegen". Sie werden auch bei einem Pferde nicht am Oberschenkel sich zeigen, sondern nur an derselben Stelle und in ähnlicher Weise wie beim Hipparion und seinen Verwandten. Weil der jetzige Pferdefuß auf Grund der Vererbung aus sehr ähnlichem Bildungsmaterial besteht wie früher und annähernd derselbe Stoffwechsel in ihm sich abspielt wie im Pliocän, deshalb wiederholen sich in sehr seltenen Fällen die gleichen Variationen. Atavismus bedeutet eine sinnfällige Aehnlichkeit, nicht Identität, mit einem früheren phyletischen Stadium, und eine solche liegt bei den pleiodaktylen Pferden zweifellos vor, wobei es gleichgiltig ist, ob man ihre Entstehung auf Neubildung oder Aktivierung einer latenten Anlage zurückführt. Hätten die fossilen Pferde nicht mehrere Finger gehabt, so würden sie auch bei den rezenten Formen nicht auftreten. KOHLBRUGGE schießt weit über das Ziel hinaus, wenn er meint, „alle sogenannte atavische Anomalien" seien „neutrale Variationen" und behauptet, „die Lehre vom Atavismus beruht nicht auf Tatsachen". Wir verstehen einen dreizehigen Pferdefuß nur im Rückblick auf die früheren Zustände; löst man ihn aus diesem Rahmen heraus, so ist eine solche Variation völlig unbegreiflich, ebenso unbegreiflich wie etwa ein dreifacher Pferdeschwanz oder ein dreifacher Vogelschnabel sein würde. Es ist sehr wichtig, einen Begriff zu haben, der die Aehnlichkeit von Neubildungen erklärt durch den

Hinweis auf frühere Zustände, die zwar nicht im einzelnen, aber doch im allgemeinen in der morphologischen und physiologischen Grundorganisation sich vererbt haben und daher jetzt ähnliche Variationen wie früher erzeugen können. Wenn man in diesem Sinne von Atavismus spricht, so braucht „der nebelige Begriff einer retrogressiven Kraft“ (KOHLBRUGGE) darin nicht zu liegen. Zuweilen kann diese Aehnlichkeit rein äußerlich sein, wie bei der fünften Zehe der Houdan-Hühner, welche nach BRAUS als ein direkter Fortsatz der ersten Zehe angelegt wird und erst später sich ablöst von dieser. Dann möge man von Pseudo- oder falschem Atavismus sprechen.

E. Hemmungsbildungen = zufällige Persistenz palingenetischer embryonaler Stadien. Beispiele: Ueberzählige Brustwarzen, Schwanz, Hypertrichosis, Cervicalfistel beim Menschen; Kloake bei Placentalia; Kryptorchismus bei Pferden. Solche Hemmungsbildungen verlieren ihr atavistisches Gepräge, wenn es sich um cänogenetische Stadien handelt.

VI. Die verschiedenen Formen der Korrelation.

Es gibt noch einen anderen deszendenztheoretischen Begriff, der in ähnlicher Weise wie der Atavismus in sehr verschiedenem Sinne gebraucht wird und durch die Determinantenlehre wesentlich an Klarheit gewonnen hat. Ich meine den Begriff der Korrelation. Ohne mich hier auf Einzelheiten einzulassen, möchte ich auch von den hierher gehörigen Erscheinungen eine Uebersicht und Terminologie geben, damit nicht immer wieder heterogene Tatsachen zusammengeworfen werden. Unter Korrelation versteht man in der Biologie eine Wechselbeziehung oder Abhängigkeit der Teile eines Organismus untereinander. Man hat hier zu unterscheiden eine uneigentliche phyletische und die eigentliche individuelle Korrelation.

I. Phyletische Korrelation. Wenn im Laufe der Stammesgeschichte sich ein Organ einer Art verändert, so werden dadurch sehr häufig andere Organe beeinflußt. Wenn die Schneidezähne sehr groß werden, vergrößern sich auch die Zwischenkiefer und wenn die Stirnbeine ein Geweih erhalten, werden sie dicker und größer. Bei den Wiederkäuern geht eine solche Geweihbildung Hand in Hand mit dem Verlust der Eckzähne. Als die Schlangen durch Streckung des Körpers aus Eidechsen sich entwickelten, bildeten sich die Beine und Extremitätengürtel zurück. In meiner Arbeit über die Phylogenie der Chitonen (1901) habe ich gezeigt, wie diese Tiere im Laufe der Stammesgeschichte immer größer wurden und dabei ihre Kiemen vermehrten und immer weiter nach vorn schoben, ihre Nieren verlängerten und den Darm in kompliziertere Windungen legten.

Man wird diesen Begriff der phyletischen Korrelation wohl nicht ganz entbehren können, obwohl man gegen ihn einwenden kann, daß eine experimentelle Prüfung der vermuteten Wechselbeziehungen unmöglich ist. Man überträgt hierbei die an einer rezenten Art gemachten Erfahrungen über die gegenseitige innere Abhängigkeit der Organe auf die Stammesgeschichte verwandter Formen. Das ist natürlich an sich berechtigt, es besteht aber dabei die große Gefahr, daß man phyletische Veränderungen, welche ganz unabhängig voneinander sich abgespielt haben, auf innere korrelative Einflüsse zurückführt. Aendert ein Tier seine Lebensweise, so können dadurch mehrere Organe umgebildet werden. Wird ein Säugetier z. B. ein Ameisen- und Termitenfresser, so werden die Krallen sehr groß, die Zunge verlängert sich und die Zähne bilden sich zurück. Es wäre verfehlt, zu schließen, diese Organe hätten gegenseitig aufeinander eingewirkt, bloß weil ihre phyletischen Veränderungen gleichzeitig nebeneinander hergelaufen sind. Wir erklären uns solche Umbildungen durch eine Selektion zufälliger Blastovariationen, welche lange Zeit in derselben Richtung wirkte, oder im Sinne des Lamarckismus durch die erbliche Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch. Noch unrichtiger ist es, wenn reziproke Anpassungen zweier Arten (Wirt und Parasit, Blüte und Insekt, Alge und Pilz in der Flechte) als phyletische Korrelationen gedeutet werden, denn von Korrelation soll man nur sprechen, wenn die Teile eines und desselben Organismus in wechselseitiger oder einseitiger Abhängigkeit zueinander stehen. Eine Uebertragung des Begriffes auf differente Individuen ist streng genommen nur möglich bei Tieren desselben Zeugungskreises (Männchen, Weibchen oder polymorphe Arten), da hier die Geschlechtsdeterminanten durch die Befruchtung in dieselbe Eizelle gelangen, sich also beeinflussen können. Häufig wird der Begriff aber auch angewandt auf die verschiedenen Individuen derselben Art zur Feststellung ihrer „korrelativen Variabilität", ob z. B. die Vergrößerung der Eigenschaft a auf das Merkmal b gleichsinnig oder ungleichsinnig einwirkt. Man geht hierbei von der Voraussetzung aus, daß sich alle Individuen der Art in diesen Beziehungen gleich verhalten und aus der Vergleichung vieler Individuen eine Gesetzmäßigkeit erkannt werden kann. Wir gelangen auf diesem Wege etwa zu dem Satze: wenn der Cephalothorax einer Krabbe breiter wird, so nimmt die Zahl der Zähne am Vorderrand zu. Es wäre aber ein Irrtum, zu glauben, daß damit das korrelative Verhältnis beider Veränderungen bewiesen sei. Sie können beide voneinander ganz unabhängig sein und auf einer gemeinsamen Ursache, etwa der verstärkten inneren Sekretion eines anderen Organes, beruhen. Das Studium der Variabilität führt also zu keinen einwandsfreien Ergebnissen auf dem Gebiete der Korrelationsforschung und noch unsicherer sind die Schlüsse, wenn verschiedene Arten zu einer phyletischen Reihe angeordnet werden und nun daraus „phyletische

Korrelationen“ abgeleitet werden. Die Phylogenie kann diesen Begriff entbehren, denn was als phyletische Korrelation beschrieben wird, läßt sich auch als einfache stammesgeschichtliche Veränderung schildern. Daher habe ich sie oben als „uneigentlich“ bezeichnet, weil der Nachweis innerer Wechselbeziehungen für sie nicht erbracht werden kann. Jener Begriff sollte jedenfalls immer nur mit großer Vorsicht verwandt werden.

II. Die individuelle Korrelation. Die Teile eines Organismus, mögen es die werdenden resp. die fertigen Organe oder die Erbeinheiten des Keimplasmas sein, sind voneinander abhängig. Daher werden gewisse Eigenschaften immer zusammen angetroffen, denn der eine Zustand, a, bedingt den anderen, b, wie die Zugehörigkeit der sekundären Geschlechtszeichen zu den primären beweist. Zwei Irrtümer, die hierbei häufig unterlaufen, mögen hervorgehoben werden. Zwei oder mehrere Merkmale dürfen nicht als korrelativ bezeichnet werden, wenn sie ein verschiedener Ausdruck desselben Zustandes sind: werden die Getreidekörner größer, ohne die Gestalt zu verändern, so nimmt das Gewicht zu, daher darf zwischen Kornlänge und Schwere nicht eine Korrelation konstruiert werden; desgleichen nicht zwischen Halmhöhe und Länge der Internodien. Ebenso beruhen Glasigkeit und Runzeligkeit des Maiskorns auf dem Dextringehalt des Endosperms (statt Stärke) und sind daher nicht als Korrelation anzusehen. Ebensowenig dürfen bei einer linksgedrehten *Helix pomatia* die Form der Schale und der inverse Situs als korrelativ verbunden gelten, denn es äußert sich darin nur dieselbe Variation, welche bei der Anordnung der Furchungszellen eingetreten ist.

Zweitens wirkt derselbe Reiz nicht selten auf verschiedene Organe gleichzeitig ein, und die dadurch hervorgerufenen Veränderungen fallen zwar zeitlich zusammen, sind aber doch voneinander unabhängig oder können es wenigstens sein. Wenn andauernder übermäßiger Alkoholgenuß Herz, Leber und Niere pathologisch beeinflußt, so bedarf es erst einer besonderen Untersuchung, ob hier Korrelationen vorhanden sind oder nicht; desgleichen bei den mannigfachen Veränderungen, welche z. B. infolge von Gefangenschaft eintreten können. Ein Rädertier, ***Asplanchna priodonta***, nimmt nach WESENBEG-LUND in den großen dänischen Seen häufig eine pelagische Lebensweise an und wird dadurch sehr langgestreckt und mehr oder weniger steril. Es bleibt abzuwarten, ob diese beiden Variationen in einem inneren Zusammenhange stehen oder nicht.

Die individuelle Korrelation tritt in zwei Hauptformen auf, die ich als funktionelle und als idioplasmatische unterscheiden will, je nachdem die Wechselbeziehungen zwischen den Organen resp. Organteilen eines fertigen resp. noch wachsenden Individuums bestehen oder ob sie nachgewiesen werden können zwischen den im Keimplasma befindlichen Erbeinheiten. Um Korrelationen aufzudecken, gibt es drei Wege:

1) Das operative Experiment, indem durch Entfernung oder Schädigung eines Organes die von ihm korrelativ abhängigen Eigenschaften anderer Organe unterdrückt oder beeinflußt werden.

2) Das Studium der korrelativen Variabilität, indem durch Vergleich vieler Individuen einer Art festgestellt wird, welche Variationsreihen gesetzmäßige Beziehungen erkennen lassen. Es wurde eben schon bemerkt, daß die so erzielten Ergebnisse nicht immer einwandsfrei sind.

3) Die Kreuzung nahverwandter Rassen, um die Abhängigkeit der Erbeinheiten untereinander festzustellen. Gerade diese Methode hat in jüngster Zeit das weite Gebiet der idioplasmatischen Korrelationen uns erschlossen.

A. Die funktionelle oder physiologische Korrelation ist diejenige, an welche man gewöhnlich denkt, wenn von einer korrelativen Verknüpfung die Rede ist. Jeder Organismus ist eine physiologische Einheit, in dem kein Teil losgelöst und unabhängig von den übrigen sein Dasein für sich führt. Jedes Organ beeinflußt durch seine normale oder auch pathologisch modifizierte Funktion seine Nachbarorgane oder auch entfernt liegende Elemente in ganz bestimmter Weise. Hierher gehörige Beispiele sind so bekannt[1], daß ich nur einige Stichworte zu nennen brauche: Thyreoidea, Thymus, Pankreas und andere Organe mit „innerer Sekretion"; die funktionelle Abhängigkeit fast aller Organe vom Nervenreiz; das Wachstum des graviden Uterus löst eine Größenzunahme der Milchdrüse aus; pathologische Bildung des Geweihes oder Ausfall desselben nach Verletzungen der Geschlechtsorgane oder Extremitäten bei Cerviden; Entwicklungshemmungen oder Auftreten der sekundären Merkmale des anderen Geschlechts nach Kastration. Gerade die Abhängigkeit der sekundären Sexualcharaktere von den zugehörigen Keimdrüsen galt als so gesichert, daß es großes Aufsehen erregte, als durch HEGAR, OUDEMANS, KELLOGG, MEISENHEIMER, REGEN u. a. immer mehr Tatsachen bekannt wurden, welche beweisen, daß rein männliche Merkmale zusammen mit Ovarien und rein weibliche mit Hoden vorkommen können oder daß weibliche Ausführgänge vorhanden sein können bei fehlenden Eierstöcken[2]. Hier versagt also die Erklärung durch physiologische Korrelation und wir sind angewiesen auf die Annahme einer

B. Idioplasmatischen oder determinativen Korrelation. Ich verstehe hierunter die Beziehungen der Erbeinheiten zueinander und zu den von ihnen ausgelösten sichtbaren Merkmalen und unterscheide drei Untergruppen.

1. Korrelation infolge pleiotroper Erregungsfaktoren. Die Erbeinheiten, welche ein äußeres Merkmal direkt hervorrufen, mögen „Erregungs-

1) Von neueren Darstellungen dieses „Gleichgewichts" oder „Altruismus" der Teile eines Lebewesens sei hervorgehoben D. v. HANSEMANN, Deszendenz und Pathologie, Berlin, Hirschwald, 1909.

2) Näheres hierüber in: Selektionsprinzip etc., 1908, p. 226 ff.

faktoren" (Erregungsdeterminanten) heißen im Gegensatz zu den „Konditionalfaktoren", welche vorhanden sein müssen, damit ein Erregungsdeterminant wirken kann. Pleiotrop nenne ich eine Einheit, wenn von ihr mehrere Merkmale abhängen, die dann natürlich stets zusammen auftreten und daher als korrelativ gebunden erscheinen. Je mehr die MENDELschen Forschungen sich vertieft haben, desto mehr Beispiele sind bekannt geworden, die sich nur unter der Annahme pleiotroper Faktoren verstehen lassen. Wir sahen vorhin, daß alle Y-Rassen der Mäuse schwarze Augen, die y-Sorten hingegen rote Augen haben. Dieses allelomorphe Paar beeinflußt also das Pigment der Haare und der Retina. Ferner ruft B nicht nur den dunklen körnigen Farbstoff in den Haaren hervor, sondern auch bei Gegenwart von CY, vielleicht auch unter direkter Mitwirkung derselben, schwarzes Pigment in der Haut der Ohren, weshalb allein die wildfarbigen und die schwarzen Mäuse graue Ohren (statt weißer) besitzen.

Etwas ähnliches beobachtete PRZIBRAM (1907, p. 263) bei Hunden, daß nämlich asymmetrische Augenfärbung mit einer bestimmten Art von Scheckung in den Farben grau, schwarz, weiß und rotbraun fast regelmäßig verbunden ist und oft auch mit einer farbigen Teilung desselben Auges Hand in Hand geht. Hier wirkt also vermutlich der Scheckungsfaktor auf das Irispigment.

In manchen anderen Fällen läßt es sich zwar zurzeit nicht streng beweisen, daß die zusammen auftretenden Merkmale von derselben Erbeinheit ausgelöst werden, aber diese Annahme liegt näher als diejenige einer physiologischen Korrelation: bei Schmetterlingen variieren Ober- und Unterseite des Flügels sehr häufig gleichsinnig, ein hoher Kamm geht bei Hühnern meist parallel mit langen Kehllappen, sechsfingerige Menschen haben vielfach ebensoviele Zehen. Die von DE VRIES so eingehend studierten Mutationen der *Oenothera lamarckiana* unterscheiden sich in einer Anzahl von Merkmalen. Trotzdem sind sie vermutlich durch je eine plötzliche Keimplasmaänderung entstanden, woraus schon DE VRIES schloß, daß sie durch je eine Determinante bedingt werden.

2. Korrelation infolge pleiotroper Kondionalfaktoren. Wir sahen oben, daß die Erbeinheit C bei Mäusen vorhanden sein müß, damit Y, G, B, D sichtbare Pigmente erzeugen können. C ist also der Kondionalfaktor für Pigmentierung, c derjenige für Albinismus. Wenn nun C gleichzeitig die Vorbedingung für eine andere Eigenschaft F ist, so ist zu erwarten, daß Pigment und F, resp. Albinismus und f sehr oft zusammen auftreten. Ein gutes Beispiel dieser Art verdanken wir Miss SAUNDERS, einer Schülerin von BATESON, welche die Farbenvariationen der Levkojen (*Matthiola*) studierte. Bei Kreuzung gewisser weißblütiger × crêmeblütiger Sorten, welche beide glatte Blätter hatten, traten in F_1 filzhaarige Blätter und purpurne Blüten auf, welche in F_2 zerfielen in 9 gefärbte, haarige: 7 weißen, glatten. Es liegen hier für die Blüten 2 allelomorphe Paare

zugrunde: C, c, R, r (C = Farbe, c = Fehlen von C, R = Reaktionsstoff, r = Fehlen desselben), indem die Eltern waren Cr × cR. Die gefärbten Blüten entstehen, wenn C und R in derselben Zygote zusammentreffen, müssen also in F_1 erscheinen. Die Haarigkeit der Blätter hängt von zwei weiteren Faktoren H und K ab, die aber nur wirksam sind bei Gegenwart von CR. Jene Eltern waren eigentlich CrHK × cRHK, daher F_1: CcRrHK = purpurn und filzhaarig. CR sind also die Konditionalfaktoren für das Auftreten haariger Blätter und zugleich Erregungsfaktoren für Blütenfarbe. Für Mäuse vermag ich keinen Beleg für diese Hypothese der Konditionalfaktoren zu erbringen, es sei denn, daß man, wie eben angedeutet wurde, CY als die Vorbedingung dafür ansehen will, daß B graue Ohren erzeugt; aber gewisse Abnormitäten und pathologische Variationen bei Tieren und Pflanzen lassen vermuten, daß sie in dieser Weise zu erklären sind. Tricotylie hat nicht selten bei der fertigen Pflanze Fasciation und andere Abweichungen im Gefolge; weiße Katzen mit blauen (pigmentfreien) Augen sind häufig taub; weißblütige Varietäten lassen sich oft schon an dem reineren Grün der Keimpflanzen erkennen (DE VRIES); Hypertrichosis ist beim Menschen fast immer verbunden mit Zahndefekten und dasselbe wird für den umgekehrten Fall (Haarlosigkeit) bei Hunden behauptet. Nach meinen Erfahrungen verschwindet die Tanzbewegung aus einer einfarbigen Mäuserasse sehr bald wieder, wenn sie durch Kreuzung mit einer gescheckten Tanzmaus in sie hinein gekommen ist, während die letzteren rein züchten, wenigstens in vielen Familien. Der Faktor für Scheckung scheint also hier die Vorbedingung für eine konstante Uebertragung dieses Merkmals zu sein. Wir hätten dann hier wiederum den Fall vor uns, daß eine Erbeinheit für ein Merkmal Erregungs-, für ein anderes Konditionalfaktor ist. Der Begriff der „Disposition" zu einer Erkrankung, mit dem in der Medizin so viel operiert wird, läßt sich wahrscheinlich in vielen Fällen auf Erbeinheiten zurückführen, die vorhanden sein müssen, damit gewisse andere Determinanten oder bestimmte äußere Einflüsse eine Krankheit auslösen können. Wenn z. B. gelbe Mäuse besonders zur Unfruchtbarkeit neigen, so sind in der Sprache der Erblichkeitsforschung die Faktoren yGB oder yGb hierfür mit verantwortlich zu machen; ferner bedingt y die Disposition zum Schwanzknick.

3. Korrelation durch unechte Allelomorphie (BATESON). Gewisse Tatsachen sind verständlich, wenn man mit BATESON annimmt, daß zwei in einem Individuum vereinigte allelomorphe Paare (A, a, B, b) unter Umständen nur 2 Gameten bilden, Ab und Ba, anstatt der 4 Sorten: AB, aB, Ab, ab. Man kann sich denken, daß die beiden Dominanten, A und B, sich abstoßen und daher immer in verschiedene Gameten einwandern, was dann zur Folge haben muß, daß die Rezessiven, a und b, sich so verteilen, daß nur die Kombinationen aB, Ab resultieren. Der Ausdruck „unechte Allelomorphie" (spurious allelomorphism) ist

gut gewählt, weil er zum Ausdruck bringt, daß zwei dominante Merkmale sich zueinander ebenso verhalten, wie sonst die dominante Eigenschaft zu der zugehörigen rezessiven. Die Folge dieser Erscheinung muß sein eine Beschränkung der möglichen Kombinationen der Erbeinheiten, und daß gewisse Kombinationen immer homozygot, andere immer heterozygot sind. Es ist nämlich

$$(aB + Ab) \times (aB + Ab) = 1\, aB : 2\, aB, Ab : 1\, Ab,$$

d. h. es sind die Individuen mit nur einem dominanten Merkmal homozygot, da die Verbindungen Aabb und aabB nicht auftreten können, diejenigen mit 2 Dominanten immer heterozygot, da sich AABB nicht bilden kann. Eine Korrelation zeigt sich äußerlich darin, daß gewisse Eigenschaften immer (oder überwiegend) zusammen vorkommen, nämlich b mit A und a mit B, denn in aBAb sind a und b verdeckt und nicht sichtbar.

Für dieses Prinzip, welches vielleicht in Zukunft eine große Bedeutung für die Erklärung der Korrelationen erlangen wird, lassen sich zur Zeit 4 Beispiele anführen. Bateson fand bei *Lathyrus odoratus* zwei Sorten von Pollen, längliche und runde, und stellte fest, daß die lange Form dominiert über der runden. Bei den weißen Blüten der Pflanze zeigte sich die gewöhnliche Mendelsche Proportion von 3 : 1, während bei den blauen die länglichen Körner ganz überwiegend vorhanden waren (14,41 lang : 1 rund), während umgekehrt bei den roten die runden vorherrschten (1 lang : 3,25 rund). Es muß also hier eine besondere Verkoppelung existieren zwischen den Faktoren blau-lang und rot-rund.

Bei derselben Pflanze sind, nach Bateson (1908), noch zwei andere Merkmale der Blütenform an die Faktoren blau und rot gekoppelt. Es kommen nämlich Rassen vor, bei welchen das hinterste größte Blütenblatt, die „Fahne", durch seitliche Einrollung eine gebogene „Haube" bildet, während es bei der gewöhnlichen Form einfach und aufrecht ist. Aufrecht dominiert über Haube und blau über rot. Bei einigen Schlägen (nicht bei allen) findet sich nun eine gesetzmäßige Korrelation, indem die Haube immer geknüpft ist an blau und aufrecht an rot. Die beiden dominanten Erbeinheiten „aufrecht" und „blau" scheinen also nicht zueinander zu passen; sie wandern nie in dieselbe Gamete. Daher werden von den Bastarden aus jenen Schlägen nicht 4 verschiedene Gameten gebildet, sondern nur zwei: die eine enthält aufrecht + rot, die andere Haube + blau. Eine Kreuzung solcher Bastarde muß ergeben:

1 aufrecht-rot : 2 aufrecht-rot, Haube-blau : 1 Haube-blau
= aufrecht-blau.

Das Experiment bestätigte diese Auffassung und zeigte zugleich, daß die Aufrecht-roten und die Behaubt-blauen homozygot, die Aufrecht-blauen hingegen heterozygot waren. Die Behaubt-blauen hatten auch, wie zu erwarten war, nur wenige runde Pollenkörner.

Dieses Prinzip der unechten Allelomorphie ist mit Erfolg benutzt worden zur Erklärung der Beziehungen, welche zwischen einigen Farbenvariationen und dem Geschlecht bestehen. Beim Stachelbeerspanner, *Abraxas grossulariata,* kommt eine var. *lacticolor* vor, welche sich hauptsächlich durch eine große Reduktion und etwas andere Form der schwarzen Flügelflecke auszeichnet. Sie tritt in der freien Natur fast nur als Weibchen auf und verhält sich der Stammform gegenüber rezessiv. L. DONCASTER[1]) hat gezeigt, daß die *lacticolor*-Männchen sich durch eine ganz bestimmte Kreuzung erzielen lassen, nämlich wenn man *lacticolor*-Weibchen mit *grossulariata*-Männchen paart und die so erhaltenen Männchen kreuzt mit *lacticolor*-Weibchen. Diese Gesetzmäßigkeiten werden verständlich, wenn man folgende Annahmen macht, wobei G die Anlage für *grossulariata*-Färbung, L diejenige für *lacticolor*-Färbung, W diejenige für weibliche Geschlechtsorgane, M diejenige für männliche bedeutet. Man muß annehmen, daß:

1) das *grossulariata*-Weibchen heterozygot in seiner Konstitution ist und die Formel G(L) W(M) hat, wobei W dominiert über M und G über L;

2) das *grossulariata*-Männchen homozygot in seiner Konstitution ist und die Formel GGMM hat;

3) bei der Oogenese von *grossulariata* unechte Allelomorphie eintritt, indem G und W, L und M gegenseitig sich abstoßen, also nicht in dieselbe Gamete einwandern. Die weiblichen *grossulariata* G(L) W(M) bilden also nur die Gameten GM, LW, aber nicht GW, LM.

Unter diesen Annahmen verlaufen die Kreuzungen so:

	Gameten	Kreuzung ergibt in F_1
lact.-Weibchen	= LLW(M) : LW, LM	G(L) W(M) = *gross.*-Weibchen
×		G(L) MM = heterozygot *gross.*-Männchen
gross.-Männchen	= GGMM : GM	
lact.-Weibchen	= LLWM : LW, LM	G(L) W(M) = *gross.*-Weibchen
×		LLW(M) = *lact.*-Weibchen
gross.-Männchen (het.)	= GLMM : GM, LM	G(L) MM = *gross.*-Männchen
		LLMM = *lact.*-Männchen

Das dritte Beispiel verdanken wir Miss DURHAM (1908), welche zeigte, daß die Verhältnisse ganz ähnlich liegen bei der Kreuzung von dunkeläugigen grünen Kanarien mit rotäugigen Cinnamons (zimtfarbig). Auch hier sind die Weibchen heterozygot = W.(M), wobei W dominiert über M und grün über zimtfarbig, während die Männchen homozygot veranlagt sind = (MM), und bei der Oogenese der dunkeläugigen Vögel findet unechte Allelomorphie zwischen dunklem Augenpigment und W, rotem Augenpigment und M statt. So wird es verständlich,

1) In Report IV to the Evolution Committee of the Royal Soc. London, 1908.

daß schwarzäugige Weibchen × rotäugige Männchen regelmäßig schwarzäugige Männchen und rotäugige Weibchen geben.

Ein viertes Beispiel einer solchen unechten Allelomorphie zwischen bestimmten Farben und Geschlechtern verdanken wir HAGEDOORN (1909b, p. 18). Er kreuzte schwarzrote, bankivaartige (= Bk) Bantams mit braunroten (= br) und fand folgendes:

1. Bk ♂ × br ♀ = Bk ♂ + Bk ♀. Es folgt hieraus, daß Bk dominiert über br. Verf. gibt nicht an, ob, wie zu erwarten ist, beide Geschlechter in gleicher Zahl auftraten. Dies Resultat wird verständlich, wenn man annimmt, daß br ♀ = br ♀ (♂), also heterozygot war und zwei Sorten Keimzellen bildete. F_1 würde dann vollständig geschrieben sein: Bk (br) ♂♂ + Bk (br) ♀ (♂) = Bk ♂ + Bk ♀.

2. Bk ♀ × br ♂ = 50 Proz. Bk ♂ + 50 Proz. br ♀. Um dies Resultat zu erklären, muß man annehmen, daß Bk ♀ = Bk (br) ♀ (♂), daß aber nicht die 4 Sorten Eier: Bk ♀, Bk ♂, br ♀, br ♂ gebildet wurden, sondern nur die 2 Sorten: Bk ♂, br ♀, indem die Abstoßungen Bk ⟷ ♀, br ⟷ ♂ bestanden.

In diesen 4 Beispielen (Stachelbeerspanner, Kanarien, Bantams) haben wir die Besonderheit, daß die Formen für gewöhnlich rein züchten, obwohl sie im Männchen homozygot, im Weibchen diheterozygot sind, indem die letzteren eine andere Farbenrasse und das andere Geschlecht als rezessive Beigaben enthalten.

Es scheint, daß die heterozygote Beschaffenheit der Weibchen und die homozygote der Männchen für sehr viele Arten zutrifft, wenn man auch, wie BATESON betont, sich vor voreiligen Verallgemeinerungen wird hüten müssen, da die sexuellen Verhältnisse im Tier- und Pflanzenreich außerordentlich vielgestaltig sind. Die Heterozygotie der Weibchen erklärt, daß so sehr häufig Männchen und Weibchen einer Art ungefähr in gleicher Häufigkeit auftreten. Bei meinen Mäusezuchten traten unter 1336 Jungen 47,2 Proz. männliche und 52,8 Proz. Weibchen auf; STANDFUSS (1896, p. 191) fand für 40 Schmetterlingsarten das Verhältnis 100 ♀ : 105—107 ♂ und beim Menschen ist bekanntlich die Proportion ungefähr ebenso. Das Uebergewicht des einen Geschlechts (meist des männlichen) muß wohl auf dessen stärkere Konstitution geschoben werden. Ferner ist bekannt, daß die Weibchen einzelner Arten (Rädertiere, einzelne Schmetterlinge, Reblaus, *Nematus, Dinophilus*) große weibliche und kleine männliche Eier produzieren, was die heterozygote Veranlagung beweist. Die Rotatorien, Daphnien und Pflanzenläuse pflegen nach einigen parthenogenetischen Generationen, welche rein weiblich sind, plötzlich wieder Männchen zu bilden, was so aufzufassen ist, daß unter gewissen Umständen W(M) nicht 2 Sorten von Keimzellen (W und M), sondern nur eine [W(M)] erzeugt. Haben beim Menschen die Frauen die Zusammensetzung W(M), während die Männer = MM sind, so ist es begreiflich, daß einige überwiegend im männlichen Geschlecht auftretende Krankheiten

(Hämophilie, Farbenblindheit für Rot und Grün, Dämmerungsblindheit) häufig von gesunden Müttern, welche aber kranke Brüder besitzen, geerbt werden, während der umgekehrte Vorgang nicht bekannt ist. Hierhin gehört auch, daß bei Weibchen zuweilen im Alter männliche Charaktere hervorbrechen (hahnenfedrige Hennen, gehörnte Ricken, Bart alter Frauen), was auf einen Dominanzwechsel hindeuten würde, wohingegen ein Auftreten femininer Merkmale bei alten Männchen unterbleibt. Kastrierte männliche Tiere behalten sehr oft einen kindlichen Typus infolge einer Entwicklungshemmung und werden dadurch den Weibchen ähnlich, aber daß eine spezifisch weibliche Eigenschaft dadurch ausgelöst würde, ist, soviel ich weiß, noch nicht sicher erwiesen worden, wenngleich es öfters erwähnt wird (Brüten der Kapaune, weibliche Beckenform der Eunuchen u. a.).

Es ist behauptet worden, daß die Homozygotie der Männchen und die Heterozygotie der Weibchen sich nicht vereinigen läßt mit den Resultaten, welche Standfuss (1896) bei der Kreuzung von *Aglia tau* mit der dunklen var. *lugens* erhielt. Die melanistische Form war, wie zu erwarten, dominant über *tau*. Ich habe diese Experimente nachgerechnet, finde aber nicht, daß die Abweichungen von den nach der Theorie zu erwartenden Zahlen so erheblich sind, daß sie gegen diese verwertet werden können. Es gelten die Formeln:

tau ♂ = RM, *tau* ♀ = RW (M), *lugens* ♂ = DM, *lugens* ♀ = DW (M).

Bastarde von *lugens* × *tau* sind D(R)M oder D(R)W(M) und bilden natürlich zwei resp. vier verschiedene Keimzellen. Es wurden nun gekreuzt:

	Gameten	Kreuzung			
I. *tau* ♀ = RW(M)	RW, RM	D(R)W(M) +	RW(M) +	D(R)M +	RM
× *lug.* ♂ = D(R)M	DM, RM	*lug.* ♀	*tau* ♀	*lug.* ♂	*tau* ♂
	beobachtet:	13	28	31	14
	berechnet:	21,5	21,5	21,5	21,5
II. *lug.* ♀ = D(R)W(M)	DW, DM, RW, RM	D(R)W(M) +	D(R)M +	RW(M) +	RM
× *tau* ♂ = RM	RM	*lug.* ♀	*lug.* ♂	*tau* ♀	*tau* ♂
	beobachtet:	11	26	25	13
	berechnet:	18,7	18,7	18,7	18,7
III. *lug.* ♀ = D(R)W(M)	DW, DM, RW, RM	3 *lug.* ♀ +	3 *lug.* ♂ +	1 *tau* ♀ +	1 *tau* ♂
lug. ♂ = D(R)M	DM, RM				
	beobachtet:	94	129	36	16
	berechnet:	103,2	103,2	34	34

Gerade die Kreuzung III spricht durch die hohen Zahlen bei *lugens* und die niedrigen bei *tau* doch so sehr für die Richtigkeit der Formeln, daß weitere Untersuchungen vermutlich zu ihrer vollen Bestätigung führen werden.

Dagegen gibt es sicherlich andere Fälle, welche sich mit der Heterozygotie der Weibchen und der Homozygotie der Männchen nicht vereinigen lassen, weil

hier nur eine Art von Eiern, aber zweierlei Sorten von Samenzellen gebildet werden, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Veranlagung. Hierhin gehört die von CORRENS (1907) studierte *Bryonia dioica*, die Wanze *Protenor*, bei der nach WILSON weibliche Spermien mit 7 und männliche mit 6 Chromosomen vorhanden sind. Zwar hat CASTLE (1909) versucht, diese Gegensätze als nur scheinbar hinzustellen, aber ich glaube nicht, daß er damit überzeugen wird. Er meint, für gewöhnlich sei

Männchen = x, Weibchen = Xx,

d. h. „the female is a heterozygous dominant, the male a pure recessive", was auf dasselbe hinausläuft, als wenn ich schreibe

Männchen = RR, Weibchen DR.

Bei *Bryonia* aber soll sein:

Männchen = Xx, Weibchen = XX,

d. h. die frühere Weibchenformel ist jetzt Männchenformel geworden und dasselbe Element X, welches die männlichen Charaktere in der Einzahl bedingt, soll verdoppelt die weiblichen hervorrufen. Diese letztere Auffassung halte ich für unhaltbar, denn zwischen den Sexualorganen der beiden Geschlechter bestehen solche Gegensätze, daß sie unmöglich rein quantitativer Natur sein können. — Wie HAGEDOORN (1909b, p. 15) hervorgehoben hat, werden sehr wahrscheinlich homozygote Weibchen auch bei Pflanzenläusen vorkommen, denn die Sexuparae vermehren sich parthenogenetisch und da aus ihnen beide Geschlechter hervorgehen, müssen sie heterozygot sein. Sie werden zwei Sorten von Keimzellen bilden, die einen mit M, die anderen mit W. Die aus letzteren sich entwickelnden Weibchen müssen also homozygot sein und daher gehen auch aus den von ihnen abgesetzten befruchteten Wintereiern von der Zusammensetzung W(M) immer nur Weibchen hervor. Zur vollen Sicherheit würde diese Auffassung gelangen, wenn man jene homozygoten Weibchen künstlich zur Parthenogenese bringen könnte und hierbei nie Männchen auftreten würden. — JACOBSON (1909) hat in Java sehr interessante Züchtungen mit *Papilio memnon* angestellt, bei dem drei verschiedene weibliche Formen (*Achates*, *Agenor*, *Laomedon*) neben einer männlichen vorkommen. Er kommt zu dem Schlusse, daß die Anlagen der verschiedenen Weibchen in den Männchen latent enthalten sein können. DE MEIJERE (1910) hat diese Züchtungen im Lichte der MENDELschen Vererbung theoretisch verarbeitet und gefunden, daß *Achates* über *Agenor* und *Agenor* über *Laomedon* dominiert. Wenn wir nun z. B. erfahren, daß *Laomedon* ♀ No. 9 × ♂ No. VII = 5 *Agenor*-Weibchen erzeugte, so muß die *Agenor*-Anlage in dem Vater enthalten gewesen sein, denn in der rezessiven Mutter konnte sie sich nicht befunden haben. Also liegen auch hier sicherlich heterozygote Männchen vor.

Eine Ausnahme scheint endlich auch bei der Honigbiene vorzuliegen. HAGEDOORN (1909 b, p. 30) hat den Versuch gemacht, die Königin als heterozygot [= W(M)] aufzufassen. Sie soll weibliche und männliche Eier absetzen, welche in der Arbeiterzelle befruchtet werden, in der Drohnenzelle aber unbefruchtet bleiben. Er muß dann die Hilfshypothesen machen, daß die männlichen Eier in den Arbeiterzellen, die weiblichen in den Drohnenzellen degenerieren oder von den Arbeitern entfernt werden. Diese Hypothesen schweben aber völlig in der Luft und werden durch keinerlei Tatsachen gestützt, während die Annahme von zwei verschieden veranlagten Eiern allen Erfahrungen widerspricht. Wie v. BUTTEL-REEPEN (1904) noch kürzlich in einem kritischen Referat gezeigt hat, sprechen alle Tatsachen dafür, daß die von der Königin abgesetzten Eier an sich männlich veranlagt sind und erst durch die Befruchtung einen weiblichen Charakter erlangen. Nach meiner Auffassung liegen die Verhältnisse so. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die Königin heterozygot ist und ihr die Formel W(M) gegeben werden muß, denn die unbefruchtet von ihr abgelegten Eier werden zu Drohnen. Da nun alle Eier von Haus aus gleichartig sind, so tritt, analog den früher erwähnten Fällen, keine Spaltung ein, sondern alle Eier enthalten W + M, und zwar beweisen die unbefruchteten Eier, daß in ihnen M dominiert über W. Die Königin setzt also nur eine Sorte Eier ab von der Zusammensetzung M(W), die sich entweder unbefruchtet oder befruchtet entwickeln. Nimmt man nun an, daß das Sperma ein Enzym mit sich bringt, welches einen Dominanzwechsel bewirkt [M(W) → W(M)], so verstehen wir, warum die befruchteten Eier zu weiblichen Formen werden.

Die Theorie der unechten Allelomorphie gestattet uns auch, die sekundären Geschlechtsmerkmale in solchen Fällen zu erklären, wo eine physiologische Korrelation mit den Keimdrüsen nicht besteht oder nur in untergeordnetem Grade. Sind M, W die Anlagen der primären, M', W' diejenigen der sekundären Sexualcharaktere, so wird man annehmen dürfen, daß M + M' immer in dieselbe Gamete wandern und ebenso W + W'. Die Männchen sind dann homozygot MM', die Weibchen heterozyt W(M)W'(M'), wobei W' dominiert über M' und W über M.

Ein derartiges Weibchen bildet zwei Sorten von Eiern: weiblich veranlagte = WW' und männlich veranlagte = MM'; es treten aber nicht die Gameten WM' und MW' auf, da eine Abstoßung stattfindet zwischen W ←→ M' und M ←→ W'.

Wenn nun OUDEMANS und MEISENHEIMER die Keimdrüsen auf das entgegengesetzte Geschlecht transplantierten, so erzeugten sie WM' oder MW'(M') und die Aenderung der sekundären Merkmale konnte nicht eintreten.

Meine Herren! Ich stehe am Schlusse meiner Ausführungen, die vielleicht Ihre Geduld schon zu sehr in Anspruch genommen, aber Ihnen hoffentlich auch gezeigt haben, daß die Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre manche Probleme der Deszendenztheorie gefördert haben. Dabei ist nur zu bedauern, daß sich diese Ergebnisse nicht immer in leichtverständlicher Form wiedergeben lassen. Jede einzelne Wissenschaft ist heute so kompliziert geworden, daß es häufig selbst dem Fachmanne schwer fällt, sich in einen Zweig, den er aus dem Auge verloren hat, einzuarbeiten. Das nach jeder Richtung so wichtige Gebiet der Vererbung wird bald zu denjenigen gehören, die ein besonderes Studium erfordern, wenn man mit der Terminologie und den Tatsachen vertraut bleiben will. Je mehr wir in dieses Gebiet eindringen, desto mehr staunen wir über den Reichtum an chemischen Kräften, welche in jedem Organismus schlummern. Wie kommt es, daß dieses ganze Heer von Erbeinheiten in dem winzigen Kern eines Eies oder einer Samenzelle ruhen kann, ohne sich gegenseitig zu verändern und chemisch umzusetzen? Wie ist es möglich, daß jede Einheit zu rechter Zeit in Tätigkeit tritt und daß sich bei der Bildung der Keimzellen die antagonistischen Faktoren gesetzmäßig abstoßen? So viele Fragen, so viele Rätsel! Aber die eine hocherfreuliche Tatsache ist doch mit Sicherheit aus diesen Versuchen zu entnehmen, daß auch auf dem dunklen Gebiete der Vererbung eine absolute Naturgesetzmäßigkeit herrscht und die Mitgift, welche jeder Organismus auf seinen Lebensweg erhält, nicht durch Willkür, Laune oder Wunder bestimmt wird. Daher wird es dem Menschen sicherlich gelingen, die Erscheinungen der Vererbung und Variabilität immer mehr zu beherrschen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die BATESONsche presence-and-absence-Theorie, nach welcher das Vorhandensein eines Merkmales dominant, das Fehlen desselben rezessiv ist, ist zu verwandeln in eine „Grundfaktor-Supplement-Theorie". Der Grundfaktor bedingt den rezessiven Zustand, welcher durch Hinzukommen eines Supplements in den dominanten übergeht. Das rezessive Merkmal beruht daher ebenfalls auf einer Erbeinheit, und so wird es verständlich, daß mehrere rezessive Faktoren zur Erzeugung eines Merkmals sich vereinigen können.

2. Das Ziel der Erblichkeitsforschung muß die Aufstellung von „Erbformeln" für alle untersuchten Merkmale sein, wobei es zweckmäßig ist, die BATESONsche Schreibweise zu befolgen (das dominante Merkmal eines allelomorphen Paares mit einem großen, das rezessive Merkmal mit demselben, aber kleinen Buchstaben zu bezeichnen), weil nur so sich mit den Formeln leicht rechnen läßt.

3. Die 17 bekannten einfarbigen Farbenrassen von ***Mus musculus*** einschließlich der Albinos lassen sich ableiten von 10 Erbeinheiten, die 5 allelomorphe Paare bilden: C, Y, G, B, D, c, y, g, b, d (vgl. p. 549). Y ruft korrelativ schwarze, y rote Augen hervor. Die Unterschiede zwischen den D- und den d-Formen sind bei den schwarzen, braunen und rein gelben Rassen nur gering, so daß sie erst bei einiger Uebung erkannt werden. Alle 17 Rassen, auch die verschiedenen gelben, können rein züchten.

4. Die von HAGEDOORN aufgestellten Erbformeln sind irrig, die CUÉNOTschen nur zum Teil richtig.

5. Die 17 einfarbigen Mäuserassen folgen sämtlich der MENDELschen Regel; es ist mir bei über 400 Kreuzungen kein Fall vorgekommen, welcher für „Unreinheit der Gameten" spräche, obwohl gerade die gelben Mäuse hierfür als Beweis herangezogen werden; ebenso kein Fall von unvollkommener Dominanz.

6. Die alternative Vererbung hat eine sehr große deszendenztheoretische Bedeutung, denn für mendelnde Merkmale gibt es keinen verwischenden Einfluß der Kreuzung (abgesehen von den Fällen mit unvollkommener Dominanz). Die MENDELsche Vererbung ist das Mittel, um eine epistatische Singularvariation entweder vor dem Aussterben zu bewahren oder um sie zu einer volkreichen Rasse resp. einer neuen „Art" werden zu lassen, wenn sie einen Vorteil im Kampfe ums Dasein gewährt. Es ist daher ein großer Irrtum, zu glauben, daß die Selektionstheorie irgendwie an Bedeutung verloren habe durch die MENDELsche Regel.

7. Die Vererbungsgesetze begünstigen in doppelter Hinsicht eine progressive Evolution, denn erstens pflegen höhere, kompliziertere Merkmale dominant zu sein über niederen, und zweitens verhalten sich qualitative Eigenschaften meistens so, daß sie bei nahverwandten Formen (Rassen, Varietäten) mendeln, während sie bei Kreuzung von Arten der intermediären Vererbung folgen. Bei letzterer ist ein verwischender Einfluß der Paarung möglich, er wird aber bei der Seltenheit von Artbastarden keine Rolle spielen.

8. Verschiedene Tatsachen sprechen dafür, daß ein Dominanzwechsel unter Umständen eintreten kann, d. h. eine dominante Eigenschaft rezessiv wird und umgekehrt.

9. Auf Grund der Lehre von den Erbeinheiten lassen sich nach ihrer verschiedenen Entstehungsweise 7 Keimplasmavariationen (erbliche Variationen) unterscheiden, welche mit Anlehnung an DE VRIES als einfache, progressive, retrogressive, degressive, synthetische, analytische und Konfluenz-Blastovariationen bezeichnet wurden (vergl. p. 574).

10. Die Determinantenlehre ist durchaus vereinbar mit dem Prinzip der Vererbung erworbener Eigenschaften.

11. Der „Knickschwanz" der Mäuse ist eine erbliche Mißbildung, folgt aber weder der MENDELschen Regel noch der intermediären Vererbung. Er wird auch nur im allgemeinen, nicht in der speziellen Variante der Eltern übertragen. Er scheint entogen im Keimplasma zu entstehen, aber erst nach einigen Generationen sichtbar zu werden.

12. Die kontinuierliche und die diskontinuierliche Variabilität bilden keine wirklichen Gegensätze. Die phyletische Entwicklung ist diskontinuierlich in den Veränderungen der Determinanten, aber in den meisten Fällen kontinuierlich in den sichtbaren äußeren Wirkungen derselben.

13. Die MENDELsche Vererbungslehre gestattet eine bessere Beurteilung der in der freien Natur beobachteten Variationen. Sie führt weiter zu dem Satze, daß die „Art" in erster Linie ein physiologischer Begriff ist, welcher basiert auf der vollen Vermehrungsfähigkeit der zu ihr gehörigen Individuen.

14. Einteilung der Atavismen, p. 591:

1. Hybrid-Atavismen hervorgerufen durch Bastardierung:

a) polygener Hybrid-Atavismus, wenn durch die Kreuzung zwei oder mehrere bis dahin getrennte Erbeinheiten zusammengebracht werden zur Auslösung eines Merkmals der Vorfahren.

b) monogener Hybrid-Atavismus, wenn die Kreuzung eine bis dahin latente atavistische Anlage aktiv macht.

2. Spontan-Atavismen ohne Rassenkreuzung:

a) degressiv, wenn ein bis dahin latenter Faktor aktiv wird;

b) progressiv, wenn eine neue Variation auftritt, die aber einen atavistischen Charakter hat, weil in morphologischer und physiologischer Hinsicht das betreffende Organ auf Grund der Vererbung noch eine große Aehnlichkeit mit fossilen Vorfahren besitzt und daher ähnlich wie bei diesen variieren kann (Beispiel: pleiodaktyle Pferde).

c) Hemmungsbildungen, d. h. Persistenz palingenetischer embryonaler Stadien.

15. Einteilung der Korrelationserscheinungen, p. 593:

I. Die uneigentliche phyletische Korrelation ist in ihrer Deutung unsicher; dieser Begriff wird daher besser vermieden.

II. die eigentliche individuelle Korrelation = gegenseitige Abhängigkeit der Teile desselben Individuums:

1. Die funktionelle physiologische Korrelation, wenn die Teile sich durch Nebeneinanderlagerung, innere Sekrete, Nervenreize oder sonstwie beeinflussen;

2. die idioplasmatische oder determinative Korrelation = Wechselbeziehungen der Erbeinheiten:

a) infolge pleiotroper Erregungsfaktoren, wenn derselbe Faktor mehrere Merkmale auslöst;

b) infolge pleiotroper Konditionalfaktoren, wenn derselbe Faktor vorhanden sein muß, damit bestimmte Erbeinheiten ihre zugehörigen Eigenschaften hervorrufen;

c) durch unechte Allelomorphie, wenn gewisse Determinanten sich abstoßen und in verschiedene Keimzellen desselben Individuums einwandern, obwohl sie nicht zu einem allelomorphen Paare gehören. Die Korrelation der sekundären Geschlechtscharaktere findet so ihre Erklärung, falls sie nicht nach II, 1 hervorgerufen wird.

Literaturverzeichnis.

BARFURTH, D., Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. 1. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 26, 1908, p. 631—650. 2. Der Einfluß des Vaters. Ibid., Bd. 27, 1909, p. 653—661.

BATESON, W., MENDELS Principles of heredity. Cambridge 1909, University Press.

BAUR, E., Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte zur mediz. Klinik, Heft 10, 1908.

v. BUTTEL-REEPEN, H., Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica). Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1904, p. 48—77.

CASTLE, W. E., Yellow mice and gametic purity. Science, Vol. 24, 1906, p. 275—281.

—, A Mendelian view of sex-heredity. Science, Vol. 29, 1909, p. 395—400.

CORRENS, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, nach Versuchen mit höheren Pflanzen. Arch. f. Rassenbiol., Bd. 4, 1907, p. 794—802.

CUÉNOT, L., Les races pures et leurs combinaisons chez les souris. 4me Note. Arch. Zool. expér. (4), T. 3, 1905, p. CXXIII—CXXXII.

—, L'Hérédité de la pigmentation chez les souris. 5me Note. Ibid. (4), T. 6, 1907, p. I—XIII.

—, Recherches sur l'hybridation. Advance Print from Proc. VII Internat. Zool.-Kongress, Boston 1907. Cambridge 1909.

DAVENPORT, C. B., Inheritance in Poultry. Washington, Carnegie Institution, No. 52, 1906.

DURHAM, FL. M., A preliminary account of the inheritance of coat colour in mice. Report IV to the Evolution Committee of the Royal Society. London, Harrison, 1908, p. 41—53.

EWART, J. C., Guide to the Zebra Hybrids on exhibition at the R. Agric. Soc. Show. Edinburgh, Constable, 1900 (viele Abbildungen).

FISCHER, J. v., Iltis (Mustela putorius) und Frett (Mustela furo). Zool. Garten, Bd. 14, 1873.

GODLEWSKI, E. jun., Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Leipzig, W. Engelmann, 1909.

GROSS, J., Ueber einige Beziehungen zwischen Vererbung und Variation. Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906, No. 13 u. 18.

HÄCKER, V., Ueber Axolotlkreuzungen. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1908, p. 194—205.

HAGEDORN, A. L., a) Inheritance of yellow color in rodents. Univ. California Publ. in Physiol., Vol. 3, 1909, p. 95—99.

—, b) Mendelian Inheritance of sex. Arch. f. Entwick.-Mech., Bd. 28, 1909, p. 1—34.

—, Origin of two new retrogressive varieties by one mutation in mice. Univ. California Publ. in Physiol., Vol. 3, 1908, p. 87—90.

JACOBSON, E., Beobachtungen über den Polymorphismus von *Papilio memnon*. Tijdschr. voor Entomol., Bd. 52, 1909, p. 125—157.

KOHLBRUGGE, J. H. F., Der Atavismus. Utrecht, G. Serinerius, 1897, 31 p.

LANG, A., Ueber die Bastarde von *Helix hortensis* und *H. nemoralis*. Jena, G. Fischer, 1908.

—, Ueber Vererbungsversuche. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1909, p. 17—84.

LLOYD, R. E., Description of the deepsea fish caught by the R. J. M. S. Ship „Investigator" since the year 1900 with supposed evidence of mutation in *Malthopsis*. Mem. Indian Mus., Vol. 2, No. 3. Calcutta 1909.

LÖNNBERG, E., On hybrid hares between *Lepus timidus* L. and *Lepus europaeus* PALL. Proc. Zool. Soc. London, 1905, Vol. 1, p. 278—87.

DE MEIJERE, J., Ueber JACOBSONS Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio memnon* und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre, Bd. 3, 1910, p. 161—181.

—, Ueber getrennte Vererbung der Geschlechter. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910, p. 216—223.

MORGAN, T. H., Are the germ-cells of Mendelian hybrids „pure". Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906, p. 289—96.

NIELSSON-EHLE, H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund 1909.

PLATE, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig, W. Engelmann, 1908.

PLATE, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., Suppl. IV, V. Fauna chilensis, 1897—1901.
—, Die Erbformeln der Farbenrassen von *Mus musculus*. Zool. Anz., Bd. 35, 1910, p. 634—640.
PRZIBRAM, H., Vererbungsversuche über asymmetrische Augenfärbung bei Angorakatzen. Arch. f. Entwick.-Mech., Bd. 25, 1907, p. 260—265.
ROEPKE, W., Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an STANDFUSSschen Lepidopterenbastarden. 1. *Smerinthus* hybr. *hybridus* und hybr. *operosa*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 44, 1908, p. 1—123, 3 Taf..
STANDFUSS, M., Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena, G. Fischer, 1896.
ZIEGLER, H. E., Die Streitfrage der Vererbungslehre. Nat. Wochenschr., Bd. 9, 1910, No. 13.

Erklärung der Tafel 29.

Zwei Geschwister, rechts ♂ 278, links ♀ 281, waren beide ursprünglich wildfarbig. ♂ 278 behielt diese Färbung, während seine Schwester nach einem Jahr infolge Dominanzwechsels anfing weiß zu werden und $1^1/_2$ Jahre nach der Geburt so aussah, wie die Tafel es zeigt.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst v. A. Giltsch. Jena.

XI.

Ueber das Gebiß der Lepidosirenidae
und
die Verbreitung tertiärer und mesozoischer Lungenfische.

Von

Dr. Ernst Stromer,
München.

Mit Tafel 30.

Das Gebiß der Lepidosirenidae hat zwar das Interesse verschiedener Zoologen und Anatomen erweckt, in systematischer Beziehung jedoch ist es noch nicht untersucht worden. Für den Paläontologen hat es aber gerade darin besondere Wichtigkeit, weil die festen Gebißteile die beste Erhaltungsmöglichkeit bieten. Da mir nun solche Fossilien aus dem Oligocän des Fajûm in Aegypten vorliegen, und die Frage sich erhob, ob sie nähere Verwandtschaft zu der südamerikanischen Lepidosiren oder zu dem äthiopischen Protopterus anzeigen, mußte ich versuchen, der systematischen Bestimmung der Gebisse näher zu treten. Es kommen dafür die kleinen spitzen Vomerzähne nicht in Betracht, sondern nur Palatin- und Splenialzähne, die aus je drei horizontalen scharfen Kanten bestehen, welche unter spitzen Winkeln von der Mediane ausgehen.

I. Das Gebiß der rezenten Lepidosirenidae.

Die bisherigen Abbildungen und Beschreibungen reichten zur Feststellung der systematischen Unterschiede nicht aus, es machte auch Schwierigkeiten, genügendes Material zu erhalten, weil selbst in großen Sammlungen nur vereinzelte Exemplare von Lungenfischen zu finden sind. Ich erhielt aber aus der hiesigen, Stuttgarter und Berliner zoologischen Sammlung Skelette sowie Spiritusexemplare, deren Gebiß ich präparieren durfte, gütigst geliehen, wofür ich den betreffenden Direktoren bestens danke. Der Kürze halber will ich mein rezentes aus Abbildungen und Originalen bestehendes Material hier der Reihe nach aufzählen, um dann die Nummern zitieren zu können.

1) Gebiß von Lepidosiren paradoxa, nach der kurzen Beschreibung von BISCHOFF 1840 und seinen Abbildungen auf Taf. 3, Fig. 2, 4, 5, 6 und Taf. 4, Fig. 2, 3, 5, 6 und 7. 2) Gebiß von L. articulata nach der Beschreibung von BRIDGE, 1898, p. 235, 341—343 und seinen Abbildungen auf Taf. 28, Fig. 1, 3, 4, 7 und 8 und Taf. 29, Fig. 9. 3) Ein von mir präparierter Schädel eines 65 cm langen Exemplares, Taf. 30, Fig. 1 und 2, und 4) ein Gebiß eines 35 cm langen, beide von L. paradoxa aus dem Rio Purus, Para, in der Münchener zoologischen Sammlung, coll. L. MÜLLER, 1910.

Von Protopterus konnte ich leider selbst aus dem Kongomuseum in Tervueren kein Exemplar des Pr. Dolloi erhalten, dessen Gebiß BOULANGER 1901 nicht berücksichtigte. Dafür habe ich von Pr. annectens OWEN zum Vergleich: 1) Das Gebiß eines Tieres aus dem Gambia nach der Beschreibung von OWEN, 1839, p. 235, 236 und seinen Abbildungen auf Taf. 23, Fig. 4, 7, Taf. 24, Fig. 3 und Taf. 25, Fig. 4. 2) Das gleiche nach der Beschreibung OWENS, 1840, p. 167 und den guten Figuren auf Taf. 59, Fig. 1—3. 3) Die Abbildung und Beschreibung wohl auch eines Gambiafisches in COBBOLD, 1862, p. 131, 132 und Taf. 13, Fig. 1. 4) Die Abbildung und Beschreibung eines Exemplars unbekannter Herkunft in WIEDERSHEIM, 1880, p. 158, 159, 164—166 und Taf. 7, Fig. 2, 3, 4, 7 und 8. 5) Desgleichen in RÖSE, 1892, Fig. 3, p. 828. 6) Ein 25 cm langes Skelett und 7) ein 30 cm langes Spiritusexemplar, beide aus dem Gambia in der Stuttgarter zoologischen Sammlung. 8) Die Beschreibung und Abbildungen eines Exemplares aus dem Sambesi in PETERS, 1845, p. 9 und Taf. 2, Fig. 2, 3 sowie Taf. 3, Fig. 2. 9) Ein 17 cm langes Spiritusexemplar von ebendaher und 10) ein 20,5 langes, unbekannter Herkunft, beide in der Berliner zoologischen Sammlung. Von Protopterus aethiopicus HECKEL aus dem Weißen Nil habe ich 11) die kurze Beschreibung HECKELS, 1851, p. 5, 12) die ungenügenden Abbildungen BOULANGERS, 1907, Fig. 6, p. 28 und Taf. 4, Fig. 1 und 13) ein 76 cm langes Skelett in der Münchener Sammlung (Taf. 30, Fig. 3 und 4).

Bei Lepidosiren (Taf. 30, Fig. 1 und 2) ist die vorderste Kante des Palatinzahnes nur bei No. 2 nach Taf. 28, Fig. 3 anscheinend etwas basalwärts verdickt, sonst scharf und kurz mit ungefähr rechtwinkeligem Vordereck. Sie stößt ebenso wie ihre knöcherne Basis mit ihrem Partner in der festen Symphyse unter einem spitzen, nach vorn geöffneten Winkel zusammen, und von diesem Berührungspunkt an läuft dann jede Kante an der Mittellinie ein ganz kurzes Stück weit nach hinten bis zur zweiten Zahnkante. Diese verläuft transversal und stößt mit der dritten, die etwas schräg von hinten und außen nach vorn und innen gerichtet ist, bei No. 2, 3 und 4 an der Symphyse sehr spitzwinkelig zusammen, bei No. 1 aber auch hier nicht. Das Außeneck der zweiten und dritten Kante ist stumpfwinkelig und die knöcherne Basis ragt seitlich vor. Das ist besonders an der dritten der Fall, wo sie den spitzwinkeligen Processus antorbitalis WIEDERHEIMS (1880, p. 159) bildet. Bei No. 3 ist übrigens die zweite, sonst die erste Kante am kürzesten.

Am Unterkiefer von Lepidosiren stößt die rechte und linke erste Kante an der ebenfalls festen Symphyse unter einem stumpfen Winkel zusammen, ihre knöchernen Basen aber bleiben von der medianen Spina mentalis anterior ein wenig entfernt. Jede erhebt sich oben vorn spitzwinkelig und ist bei No. 3, 4 und wohl auch bei No. 1 und 2 basalwärts nur sehr wenig verdickt.

Die transversal stehende zweite Kante ist etwas schwächer als die erste und median nur durch eine flache Furche von ihr getrennt. Ihre Knochenbasis springt vom Spleniale fast so stark als die der ersten Kante balkonartig vor; ihr Außeneck aber ist mäßig stumpfwinkelig bis fast rechtwinkelig. Die dritte und längste Kante, die auf dem Kieferrand sich erhebt, stößt bei No. 1, 3 und 4 mit der zweiten fast an der Medianebene sehr spitzwinkelig zusammen, bildet hier bei No. 2, 3 und 4 ein kleines aufragendes Eckchen und hat ein stumpfwinkeliges Hintereck, und dessen Basis springt am Vorderende des Kronfortsatzes ein wenig nach außen und hinten vor. Der Vorderrand des Kronfortsatzes steigt mäßig steil zum spitzwinkeligen, aber etwas gerundeten Oberende an, von wo der Hinterrand schräg nach hinten und unten läuft, und zwar bei No. 1 und 2 weniger steil als bei No. 3 und 4. Endlich ist zu erwähnen, daß bei No. 3 und 4 der Schmelz der Zahnkanten glatt ist oder nur Spuren vertikaler Runzeln zeigt, und daß hier und wohl auch bei No. 2 die Furche für das Angulare und den MECKELschen Knorpel bis unter die Basis der zweiten Zahnkante ganz scharfkantig begrenzt ist.

Bei Protopterus (Taf. 30, Fig. 3 und 4) ist gegenüber Lepidosiren bemerkenswert, daß am Palatinum das nach unten spitze Eck der ersten Kante bei No. 13, vielleicht auch bei No. 12 basalwärts so verdickt ist, daß es konisch erscheint, während es bei No. 1, 2 und 7 rechtwinkelig und bei den übrigen zwar auch etwas spitz, aber basalwärts nur ganz wenig verdickt ist. Die zweite und dritte Kante stoßen bei No. 5, 6, 7, 12 und 13 nahe der Symphyse sehr spitzwinkelig zusammen und bilden dann bis zu ihr eine gemeinsame, ein wenig höhere Kante, bei No. 2, 4, 9 und 10 aber stoßen sie erst an der Symphyse zusammen und bei No. 8 auch hier nicht, sondern das Innenende der dritten Kante ist durch eine kurze von hinten und außen nach vorn und innen laufende Kante mit dem Medianende der zweiten Kante verbunden.

Die zweite Kante hat ein fast rechtwinkeliges, bei No. 12 und 13 jedoch stumpfwinkeliges Außeneck und ist bei No. 5, 6, 7, 9, 10, 11 und 13 kürzer als bei No. 1, 2, 8 und besonders bei No. 4. Das Außeneck der dritten Kante ist stumpfwinkeliger als das der zweiten und der Processus antorbitalis ragt sehr spitz seitlich und etwas nach hinten und ein wenig nach oben. Nur bei No. 13 ist an dieser Kante oben an der Vorderseite der Schmelz mit feinen vertikalen Runzeln versehen, sonst anscheinend stets glatt. Der Unterrand des Pterygoideum endlich ist bei No. 8 im Gegensatz zu allen anderen und zu Lepidosiren nicht konkav, sondern stumpfwinkelig.

Das Vordereck der ersten unteren Kante von Protoptorus ist stets nach oben spitz und basalwärts bei No. 9 und 10 wenig, bei No. 1, 2, 3, 5, 6 und 7 und wohl auch bei No. 8 mäßig, bei No. 12, 13 und wahrscheinlich auch bei No. 4 zu einem starken konischen Zapfen verdickt. Die zweite Kante ist stets schwächer als die

erste, ihre Knochenbasis springt dementsprechend wenig, nur bei No. 9 und 10 etwas vor und ihr Außeneck ist etwas stumpfwinkelig, jedoch nach oben zugespitzt. Die dritte lange Kante hat ein noch stumpferes Eck als die zweite und ihr Ende verläuft ohne vom Kiefer abgesetzt zu sein, zur Basis des Kronfortsatzes. Wo sie mit der zweiten Kante zusammenstößt, bildet sie bei No. 1, 2, 6, 7 und 10 innen einen kleinen Vorsprung, oder ist hier etwas verdickt und innen vertikal gestreift wie bei No. 13.

Der Vorderrand des Kronfortsartzes steht bei No. 2, 6, 9, 10 und 13 sehr steil, weniger bei No. 1, 3, 4 und besonders bei No. 8 und 12. Der Hinterrand steht bei No. 1, 2, 6, 7, 9, 10 und 13 ziemlich senkrecht, bei No. 12 läuft er sogar eben nach vorn, bei No. 3, wo das noch mehr der Fall zu sein scheint, ist er wahrscheinlich lädiert, bei No. 4 und 8 läuft er etwas nach hinten. Deshalb ist hier das Oberende des Kronfortsatzes spitzwinkelig, bei allen anderen jedoch breit gerundet. Die Furche für den MECKELschen Knorpel endlich, bei No. 1, 2, 4, 5 und 12 nicht genügend sichtbar, verläuft mit gerundeten Rändern bei No. 3, 6, 7, 9. 10 und 13 eben unter oder sogar hinter der Basis der zweiten Kante.

Wenn man auch in Betracht zieht, daß die zum Vergleich mit benutzten Abbildungen zum Teil wohl nicht ganz genau sind, ergibt sich mit Sicherheit aus all dem Angeführten, daß das Gebiß von Lepidosiren und Protopterus recht wenig verschieden ist, und daß Arten sich danach nur sehr schwer trennen lassen Konstant scheint zu sein, daß bei Lepidosiren der Processus antorbitalis weniger stark seitlich ragt, die Basis der zweiten unteren Zahnkante stärker vorspringt als bei Protopterus und die der dritten unteren auch ein wenig, und daß die Furche für den MECKELschen Knorpel schärfer begrenzt und länger ist. Auch scheint wenigstens in der Regel die erste obere Zahnkante bei Lepidosiren rechtwinkelig, die untere nur wenig verdickt zu enden, bei Protopterus die obere spitz und die untere ein wenig bis stark basalwärts verdickt und endlich der Kronfortsatz bei Lepidosiren gegenüber der Norm von Protopterus oben spitzwinkelig zu sein.

Ob nicht Protopterus Dolloi BOULANGER wie in manchen anderen Eigenschaften so auch im Gebiß zu Lepidosiren vermittelt, kann ich leider aus Mangel an Material und an Abbildungen nicht feststellen und ebenso nicht entscheiden, ob die Verdickung der ersten oberen Zahnkante bei No. 2 auf einen Artunterschied von L. articulata EHLERS 1894 gegenüber L. paradoxa NATTERER hinweist.

Bei Protopterus scheint Pr. aethiopicus HECKEL sich durch starke Verdickung der ersten oberen und unteren Zahnkante von der Norm von Pr. annectens OWEN zu unterscheiden, aber es dürfte diese Verdickung mit dem Alter etwas zunehmen. Die relative Länge der einzelnen Zahnkanten wie die Art des Zusammenstoßens der zweiten und dritten, auch die Schmelzrunzelung ist anscheinend etwas variabel und nicht zu systematischen Unterschieden brauchbar. Etwaige Geschlechtsunterschiede konnte ich im Gebiß mit meinem Materiale nicht feststellen.

II. Fossile Gebisse von Lepidosirenidae.

In den Sanden, die der libysche Urnil zur Oligocänzeit im Norden des Fajûm in Aegypten ablagerte (BLANCKENHORN 1902, p. 699), fand der tüchtige Sammler MARKGRAF im Jahre 1905 für die Münchner paläontologische Sammlung vier Unterkieferstücke in der fluviomarinen Schicht, die viele verkieselte Hölzer und Reste großer Land- und Süßwasser bewohnender Säugetiere und Welse, aber auch Aëtobatis-Reste enthält, und im Jahre 1907 für die Stuttgarter paläontologische Sammlung 10 Stücke von Unterkiefern und zwei von Palatopterygoiden in einer 20 m höher gelegenen Schicht, aus der Reste kleiner Säugetiere, darunter auch von Primaten stammen. All die Fischreste wurden mir gütigst zur Bearbeitung überlassen, wofür ich Herrn Prof. ROTHPLETZ und Prof. E. FRAAS bestens danke.

Von dem kleineren oberen Gebiß A, Taf. 30, Fig. 5 a, b, das einem ungefähr 35 cm langen Tiere angehörte, ist nur der zahntragende Teil des linken Palatinum erhalten. Es zeigt am meisten Aehnlichkeit mit dem von Lepidosiren paradoxa No. 3, Taf. 30, Fig. 2, indem die erste Kante unverdickt und vorn rechtwinkelig ist, die zweite etwas schwächer und mäßig stumpfwinkelig. Auffällig ist die sehr schwache Ausbildung des Processus antorbitalis und daß die zweite Kante wenig von der dritten divergiert. Auch eine schwache vertikale Runzelung des Schmelzes am obersten Teil der Zahnkanten ist erwähnenswert.

An dem größeren linken oberen Gebiß B, Taf. 30, Fig. 6 a, b, das einem etwa 50 cm langen Tiere angehören mochte, ist auch der größte Teil des Processus ascendens mit seiner scharfen Außenkante erhalten, die über der Basis der zweiten Zahnkante wie bei den rezenten Formen beginnt. Die erste Zahnkante hat hier ihr Vordereck in eine herabragende Spitze ausgezogen und ist basalwärts ganz wenig verdickt, die zweite ist kurz und die dritte sehr stumpfwinkelig, der Processus antorbitalis lang und spitz. Der Schmelz ist glatt und zeigt nur wie auch sonst einige Anwachsstreifen. Ein Unterschied von dem Palatinalzahn des Protopterus annectens No. 6 ist nur darin erkennbar, daß der mediane Teil der vereinigten zweiten und dritten Kante bei letzterem höher ist. Bei A und B ist endlich die Symphyse offenbar nicht fest gewesen und die zweite und dritte Zahnkante stoßen dicht an ihr unter einem sehr spitzen Winkel zusammen.

Die fossilen Unterkiefer haben alle gemeinsam, daß die Symphyse nicht fest war, da nur getrennte Aeste vorliegen, und daß die Furche für den MECKELschen Knorpel unter oder schon hinter der Basis der zweiten Zahnkante ganz verwischt, also schwächer als sogar bei dem rezenten Protopterus ausgeprägt ist. Die Basis der dritten Zahnkante, bei sieben Kiefern erhalten, ist nirgends hinten vom Spleniale abgesetzt. Der Kronfortsatz, der leider nur an dem viertgrößten Stück,

Taf. 30, Fig. 11 a und b, nicht abgebrochen ist, hat hier einen sehr steilen Vorderrand, durch einen mäßig schräg nach hinten laufenden Hinterrand wird sein Oberende aber doch gerundet spitzwinkelig. All das spricht für eine nähere Zugehörigkeit der Unterkiefer zu Protopterus.

Bei der Vorderhälfte eines linken Unterkiefers A_1 in München, von einem etwa 50 cm langen Tiere und eines rechten A_2 (Taf. 30, Fig. 8 a und b) in Stuttgart, von einem wohl 70 cm langen Exemplare, besteht aber eine größere Aehnlichkeit mit Lepidosiren paradoxa. Es springt nämlich die Knochenbasis der zweiten Kante, die mit der dritten an der Symphyse sehr spitzwinkelig, ohne ein aufragendes Eckchen zu bilden, zusammenstößt, sehr deutlich balkonartig vor, und die noch ein wenig mehr vorragende Basis der ersten Kante ist nicht verdickt. Das Vordereck der ersten Kante ist fast rechtwinkelig und abgerundet, das der zweiten, die länger ist, mäßig stumpfwinkelig und die Kanten sind mit schwachen vertikalen Runzeln versehen. Solche sind allerdings auch an einigen anderen fossilen Kiefern entwickelt, aber nur an einigen Stellen der Basis der Zahnkanten. Zuletzt ist noch erwähnenswert, daß die ebene Symphysenfläche des Spleniale im Gegensatz zu der fast aller anderen und speziell der größeren anderen Kiefer nicht gerieft, sondern fast ganz glatt ist, und daß die beiden Kieferäste unter einem stumpferen Winkel zusammenstoßen als sonst. Aber auch bei diesen Kiefern springt die Basis der dritten Kante nicht vor und die Furche für den MECKELschen Knorpel ist ganz abgeflacht.

Die 5 kleineren Kiefer B in Stuttgart (Taf. 30, Fig. 9, 10 a und b), die 20—35 cm langen Tieren angehören dürften, gleichen den beiden A darin, daß die dritte Kante hinten ein deutlich stumpfwinkeliges Eck, vorn innen aber keinen Vorsprung bildet, daß die Basis der zweiten wenigstens etwas vorspringt, und daß die der ersten nur wenig verdickt und deren Eck fast rechtwinkelig ist. Die erste Kante stößt hier übrigens mit den zwei anderen an der Symphyse zusammen, während sie sonst ein wenig davon getrennt ist.

Bei den 6 größeren Stücken C (Fig. 7 a, b und 11 a, b) aber, die von 70 bis 90 cm langen Tieren stammen, sind die Kanten relativ nieder gegenüber denen von A und B und ist die erste Kante mit einem hohen spitzen Eck versehen, das zu einem konischen Zapfen verdickt ist. Die zweite Kante ist sehr kurz, mit ganz stumpfwinkeligem Eck und nur flach gewölbter, kaum vorspringender Knochenbasis, und auch das Hintereck der dritten Kante ist ganz abgestumpft. Das mediane Ende der dritten Kante ist aber an der Stelle, wo es mit dem der zweiten zusammenstößt, innen zu einem kleinen Höcker etwas verdickt und daran mit feinen vertikalen Schmelzrunzeln versehen. Diese letzten Unterkiefer lassen sich also von dem des Protopterus aethiopicus nur schwer unterscheiden.

Sieht man auch in der starken Verdickung der ersten unteren Kante und

in der Verwischung des Hintereckes der dritten sowie auch in der relativ geringen Höhe der Kanten eine Alterserscheinung gegenüber den kleinen Kiefern B und vermitteln letztere insofern zwischen den Unterkiefern A und C, als bei ihnen die erste Kante nur ganz wenig verdickt ist und die Basis der zweiten etwas vorspringt, so besteht doch ein starker Unterschied zwischen den Unterkiefern A und C, die ja stattlichen Exemplaren angehören, und dazu kommt, daß auch die zwei Palatina deutlich verschieden sind. Man kann darin kaum Geschlechtsunterschiede vermuten, denn wenigstens PARKER (1892, p. 114) erwähnt, er habe bei Protopterus annectens keine äußeren sekundären Geschlechtsunterschiede bemerkt, und man muß deshalb systematische Differenzen als wahrscheinlich annehmen. Eine sichere Bestimmung solcher isolierter Gebißteile ist aber deshalb nicht möglich, weil ja auch bei den rezenten Formen keine guten Merkmale am Gebiß zu finden waren und die Trennung von Protopterus und Lepidosiren durch die Beschaffenheit des Gebisses von Protopterus Dolloi noch mehr erschwert werden könnte.

Als bewiesen kann man also nur ansehen, daß, nach den Gebißresten zu schließen, im Unteroligocän Aegyptens recht nahe Verwandte der rezenten Lepidosirenidae vorkommen. Die Unterkiefer C muß man nach dem oben Ausgeführten als Protopterus aff. aethiopicus HECKEL bezeichnen, die Unterkiefer B aber, zu welchen das Palatinum B gehören dürfte, als Protopterus aff. annectens OWEN. Das Palatinum A jedoch darf man kaum anders als zu Lepidosiren aff. paradoxa NATTERER gehörig ansehen, und auch die zwei Unterkiefer A ließen sich dazu rechnen, wenn nicht die Furche für den MECKELschen Knorpel bei ihnen ganz schwach wäre und die dritte Kante nicht einfach vor der Basis des Kronfortsatzes endete, was für Protopterus spricht. Sie vermitteln also zwischen beiden Genera, zeichnen sich auch durch relativ hohe Zahnkanten und deutliche Schmelzrunzeln aus und müssen deshalb als Reste einer neuen Art Protopterus libycus angesehen werden.

III. Ueber die räumliche und zeitliche Verbreitung fossiler Lungenfische und über ihre Stammesgeschichte.

Wenn auch das Resultat der Untersuchung in bezug auf sichere und genauere Bestimmung der Gebisse ein unbefriedigendes ist, so erscheint der erste Nachweis fossiler Lepidosirenidae doch von Bedeutung. Diese höchststehende Familie der Lungenfische war demnach schon im jüngeren Alttertiär in Formen vertreten, die von den rezenten Arten anscheinend kaum verschieden sind, also schon voll differenziert. Daß dabei Reste sind, die einer dem Protopterus aethiopicus ganz

nahestehenden Art angehören, ist von speziellem Interesse, weil die nördlichsten rezenten Lepidosirenidae im Senegal, Gambia und dem Mündungsgebiet des Weißen Nil vorkommen und in letzterem gerade diese Art lebt. Sie hatte also schon Vorläufer im Unterlaufe des libyschen Urniles etwa 14 Breitengrade nördlich von dem jetzigen Verbreitungsgebiete. Es hängt das wohl damit zusammen, daß im Alttertiär ein tropisches feuchtes Klima viel weiter nach Norden zu verbreitet war als gegenwärtig und auch speziell in Aegypten herrschte, wie obereocäne und oligocäne Pflanzenreste beweisen (STROMER 1907, p. 138, Anm. 1 und p. 142; SCHUSTER 1910, p. 9). Während aber diese auf malaiische Beziehungen hinweisen, sind die oligocänen Reste von Lepidosirenidae dadurch wichtig, daß sie auf eine brasilianische Verbindung deuten. Sind ja doch darunter sogar solche, die eher zu Lepidosiren als zu Protopterus gehören oder doch zu ihr vermitteln.

Schon im Jahre 1906 (p. 210 und 213) betonte ich aber, daß fast alle anderen Wirbeltiere des ägyptischen Alttertiärs im Gegensatz dazu nicht für eine damalige engere Landverbindung Afrikas und Südamerikas sprechen. Es hat diese Ansicht unterdessen ihre Bestätigung durch den Nachweis weiterer Verbreitung marinen Eocäns in Westafrika wie in dem erwähnten vorläufigen Resultat der Untersuchung von fossilen Pflanzenresten Aegyptens gefunden.

Ueber die Stammesgeschichte der Lepidosirenidae geben uns die oligocänen Reste leider fast gar keinen Aufschluß, denn bei unserer so geringen Kenntnis fossiler Tropenfaunen können wir aus ihrem Nachweis noch nicht einmal sicher schließen, daß Afrika ihr Entstehungszentrum war, wenn das auch wahrscheinlich ist. Sie zeigen auch nur in der geringen Festigkeit der Symphysen und der schwachen Ausbildung der Furche für den MECKELschen Knorpel einen durchgreifenden Unterschied gegenüber den rezenten Kiefern. Es ist das aber doch deswegen von einer gewissen Bedeutung, weil die Furche am schärfsten bei Lepidosiren ausgeprägt ist, die in manch anderer Beziehung: in ihrer Körperstreckung und hohen Rippenzahl, in der schwächeren Ausbildung der unpaaren und paarigen Flossensäume und der Kiemen (DOLLO 1895, p. 99) und in der größeren Reduzierung des Knorpelschädels (BRIDGE 1898, p. 363 und 365) höher steht als Protopterus. Die Verdickung des Ecks der ersten Kante dürfte allerdings eine Spezialisierung sein, in der Protopterus aethiopicus am weitesten vorgeschritten ist. In bezug auf Körperlänge und Rippenzahl vermittelt zwischen beiden Genera der rezente Protopterus Dolloi des Kongo, also ein Bewohner des westafrikanischen Urwaldgebietes, während die anderen Protopterus-Arten in den Regionen der Savannen und Steppen leben. Der Vergleich seines Gebisses mit den anderen, besonders seines Unterkiefers mit dem des fossilen Protopterus libycus, der auch zwischen beiden Genera vermittelt, wird deshalb von Interesse sein.

Ueber das Verhältnis der Lepidosirenidae zu Ceratodus und seinen fossilen Verwandten geben uns die fossilen Gebisse keinerlei Aufschluß. Sie haben ja genau so scharf schneidende Zahnkanten und teilweise eckzahnartig umgebildete erste Kanten wie die rezenten, und dürften deshalb wie sie vor allem zum Fassen und Zerschneiden von Beutetieren gedient haben. Denn speziell die Unterkiefer des Protopterus aff. aethiopicus, bei welchen das Eck der ersten Kante wie ein Hauer aufragt und die reduzierte zweite mit der dritten zusammen den schneidenden Kanten eines Reißzahnes vergleichbar ist, sprechen für Fleischfresser. Besondere Kraftentfaltung bezeugt ja auch die Höhe des Hinterendes und des Kronfortsatzes der Unterkiefer, welche mit der sehr starken Ausbildung der Kiefermuskeln im Zusammenhang steht. Eigentümlicherweise wiedersprechen sich aber die Angaben über die Art der Nahrung der rezenten Lepidosirenidae (AYERS 1885, p. 508; BOHLS 1894, p. 82; BOULANGER 1901, p. 39 und 1907, p. 22: KERR 1900, p. 302; KRAUSS 1864, p. 131 ff. und PARKER 1892, p. 112), was wohl dahin sich aufklären dürfte, daß sie zwar bissige Räuber sind und selbst feste Schneckenschalen zerknacken können, aber doch auch Wasserpflanzen nicht verschmähen.

Auch bei Ceratodus vermutete SEMON (1893, p. 20), daß er nicht eigentlich von Wasserpflanzen lebe, sondern es nur auf die daran sitzenden Tiere abgesehen habe. Er wird in der Tat in der Gefangenschaft vor allem mit Fischen und Fleisch gefüttert (SEMON 1908), seine mit viel stumpferen Kanten versehenen Zähne erscheinen jedoch nur zum Zermalmen und Zerquetschen geeignet und nicht als Angriffswaffe. Man fand aber im Perm von Texas und Rußland Gebisse einer verwandten Gattung, Sagenodus pertenuis (EASTMAN 1903, p. 493), die so scharf schneidende Kanten haben, wie bei Lepidosiren. Abgesehen davon jedoch, daß die Kanten der permischen Form gezähnelt und am Palatinzahn in der Vierzahl vorhanden sind, ist ihre Anordnung eine andere als bei den Lepidosirenidae und es beruht die Aehnlichkeit deshalb wohl nur auf Konvergenz, nicht auf näherer Verwandtschaft [1]).

Die Verbreitung der fossilen Ceratodus-Reste — fast ausschließlich einzelne Zähne — ist übrigens von Interesse, obwohl man bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse mit weitergehenden Schlüssen noch sehr vorsichtig sein muß, da neue Funde das Bild noch erheblich verändern können. Im jüngsten Paläozoikum und wohl auch noch in der Trias war Ceratodus wohl ziemlich universell verbreitet, in der Trias speziell in Mittel- und Westeuropa, Indien (C. virapa, oblongus, hislopianianus und hunterianus OLDHAM 1859 in der Kota Maleri-Stufe) und in Südafrika (Ceratodus capensis A. SMITH-WOODWARD 1889 und C. ornatus BROOM 1909 in Grenzschichten von Perm und Trias [Burghersdorp-Schichten]

1) Auch bei den Holocephalen, die so manche Vergleichspunkte mit den Dipnoern bieten, gibt es Formen mit scharfkantigen schmalen Zahnplatten neben solchen mit breiten Platten, die Reibbuckel haben.

und C. Kannemeyeri SEELEY 1897 in der obersten Trias [Rote Schichten]). Aus Asien kennt man keine posttriassischen Reste, aus Europa nur die kleinen, seltenen Zähne von C. Phillipsi AGASSIZ 1838 aus dem mittleren Jura (Bath-Stufe) von England und aus Nordamerika die Zähne von C. Güntheri MARSH 1878, C. robustus und americanus KNIGHT 1898 aus dem oberen Jura (Atlantosaurus-Schichten) von Wyoming, denn die von COPE (1876) als Zähne von Ceratodus hieroglyphus und eruciferus aus der oberen Kreide Montanas (Fort Union-Schichten) beschriebenen, aber nicht abgebildeten Reste sind keine Dipnoerzähne, sondern wenigstens der erstere nach MOODIE (1908, p. 252) ein Klammerorgan eines Amphibiums. Daß Ceratodus damals auch schon in Australien lebte, ist durch den Fund eines Zahnes von C. avus SMITH-WOODWARD 1906 im unteren Jura von Victoria bezeugt. In der Kreidezeit war er aber auch in Afrika vorhanden, denn in Schichten, die wahrscheinlich der mittleren Kreideformation angehören, fanden sich Zähne des C. africanus HAUG 1905, und zwar im Wadi Djua bei Timassanine östlich von Insalah, also im Zentrum der westlichen Sahara, wo jetzt zu große Trockenheit herrscht, als daß Lungenfische dort leben könnten [1]). Noch jünger ist endlich der Zahn von C. Jheringi AMEGHINO 1906 aus der San Jorge-Stufe Patagoniens, denn sie gehört wohl der obersten Kreide oder dem untersten Tertiär an. Es ist das deshalb von besonderem Interesse, weil Südamerika im Alt- und Mitteltertiär von den Nordkontinenten getrennt war und in seiner damaligen Beuteltierfauna Beziehungen zur jetzigen australischen Fauna zeigt. Gegenwärtig lebt ja Neoceratodus nur in zwei Flüssen Queenslands, war aber noch im Quartär dort weiter verbreitet (SEMON 1893, p. 17; WOODWARD 1891, p. 274). Er ist also eine typische Reliktenform, deren doch schon etwas erhellte Vorgeschichte eine allmähliche Beschränkung auf die Südkontinente, und zwar zuletzt auf die isoliertesten, Südamerika und dann Australien, zeigt.

---

1) Im gegenwärtigen Wohngebiete des Neoceratodus beträgt der jährliche Regenfall etwa 1000 mm, was bei einer mittleren Jahrestemperatur von 20° C nicht viel ist. In der zentralen Sahara fallen aber kaum 200 mm Regen.

Literaturverzeichnis.

AYERS, HOWARD, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 18, p. 479 ff. Jena 1885.

BISCHOFF, Dr. TH. L. W., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

BLANCKENHORN, M., Die Geschichte des Nilstromes in der Tertiär- und Quartärperiode. Zeitschr. Ges. f. Erdk., 1902, p. 694 ff. Berlin 1902.

BOHLS, Dr. J., Mitteilungen über Fang und Lebensweise von Lepidosiren aus Paraguay. Göttinger Nachrichten, math.-physik. Kl., 1894, p. 80 ff. Göttingen 1894.

BOULANGER, G. A., Les poissons du bassin du Congo. Brüssel 1901.

— The fishes of the Nile. In ANDERSONS Zoology of Egypt. London 1907.

BRIDGE, T. W., On the morphology of the skull in the Paraguayan Lepidosiren and in other Dipnoids. Trans. zool. Soc., Vol. 14, p. 325 ff. London 1898.

COBBOLD, T., SPENCER, On the cranial bones of Lepidosiren annectens. Proc. zool. Soc., 1862, p. 129. London 1862.

DOLLO, L., Sur la phylogenie des Dipneustes. Bull. Soc. belge de Géol. etc., T. 9, p. 79 ff. Brüssel 1895.

EASTMAN, CH. R., A peculariar modification amongst permian Dipnoans. Amer. Naturalist, Vol. 37, p. 498 ff. Boston 1903.

HECKEL, J., Ueber eine neue Fischspecies aus dem Weißen Nil, Protopterus aethiopicus. Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 7, p. 685 ff. Wien 1851.

KRAUSS, Dr., Ueber einen lebendigen Lungenfisch (Lepidosiren annectens OWEN). Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Jahrg. 20, p. 126 ff. Stuttgart 1864.

MOODIE, ROY, The clasping organs of extinct and recent Amphibia. Biolog. Bull., Vol. 14, p. 249 ff. Chicago 1908.

OWEN, R., Description of the Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc., Vol. 18, p. 327 ff. London 1839.

— Odontography, p. 166 ff. London 1840—45.

PARKER, W. N., On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Trans. R. Irish Acad., Vol. 30, p. 109 ff. Dublin 1892—96.

PETERS, Dr. W., Ueber einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quelimane. Arch. f. Anat., Physiol. etc., 1845, p. 1 ff. Berlin 1845.

RÖSE, Dr. C., Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz., Jahrg. 7, p. 821 ff. Jena 1892.

SCHUSTER, J., Ueber Nicolien und Nicolien ähnliche Hölzer. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 45, No. 6, p. 1 ff. Uppsala 1910.

SEMON, Dr. R., Verbreitung, Lebensweise und Fortpflanzung des Ceratodus Forsteri. Zoolog. Forschungsreisen in Australien, Bd. 1, p. 13 ff. Denkschr. mediz.-naturwiss. Ges., Bd. 4. Jena 1893.

— Beobachtungen über den australischen Lungenfisch im Freileben und in der Gefangenschaft. Blätter f. Aquarienkunde, 1908, No. 21. Halle a. S. 1908.

STROMER E., Ueber die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere Afrikas für die Tiergeographie. Verhandl. Deutsch. Zoolog. Ges., 1906, p. 204 ff. Jena 1906.

— Geologische Beobachtungen im Fajum und am unteren Niltale in Aegypten. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. 29, p. 35 ff. Frankfurt a. M. 1907.

WIEDERSHEIM, R., Das Skelett und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus). Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 14, p. 155 ff. Jena 1880.

WOODWARD, A. SMITH, Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, Bd. 2. London 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 30.

Alle Figuren sind ohne Spiegel in natürlicher Größe gezeichnet.

Fig. 1 u. 2. Lepidosiren paradoxa, NATTERER, Rio Purus, Para. München. zoologische Sammlung, coll. L. MÜLLER, 1910. (No. 3, p. 614.)

Fig. 1 a u. b. Linkes Spleniale von außen und oben. *a* Spina mentalis posterior, *b* Furche für den MECKELschen Knorpel, *c* Spalte für das Angulare.

Fig. 2 a u. b. Linkes Palatinum von vorn und unten. *a* Unterster Teil des Processus ascendens, *b* Processus postorbitalis.

Fig. 3 u. 4. Protopterus aethiopicus HECKEL. Weißer Nil, München, zoologische Sammlung, coll. v. SIEBOLD. (No. 13, p. 615.)

Fig. 3. Linkes Spleniale und Angulare von außen.

Fig. 4. Rechtes Palatinum von unten.

Fig. 5—11. Gebißreste aus dem Unteroligocän (Fluviomarinstufe) des Fajûm in Aegypten. Fig. 5, 6, 8, 9 und 10 in der paläontologischen Sammlung in Stuttgart, Fig. 7 und 11 in München.

Fig. 5 a u. b. Lepidosiren aff. paradoxa NATTERER. Zahntragender Teil des linken Palatinum von unten und vorn (*A*, p. 617).

Fig. 6 a u. b. Protopterus aff. annectens OWEN. Linkes Palatinum mit einem Teil des Processus ascendens von unten und vorn (*B*, p. 617).

Fig. 7 a u. b. Protopterus aff. aethiopicus HECKEL. Vordere Hälfte des linken Spleniale von außen und von oben und ein wenig außen (*C*, p. 618).

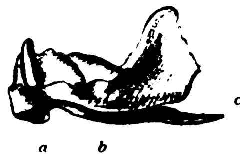
Fig. 8 a u. b. Protopterus libycus nov. spec. Vorderhälfte des rechten Spleniale von oben und außen (A_2, p. 618).

Fig. 9. Protopterus aff. annectens OWEN. Vorderhälfte des rechten Spleniale von außen (*B*, p. 618).

Fig. 10 a u. b. Protopterus aff. annectens OWEN. Rechtes Spleniale ohne Kronfortsatz und hinteres Untereck von außen und oben (*B*, p. 618).

Fig. 11 a u. b. Protopterus aff. aethiopicus HECKEL. Rechtes Spleniale mit, ergänztem Vordereck der ersten Kante und Unterrand von innen und außen (*C* p. 618).

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3691



1a.



2a.



2b.



1b.



3.



5a.



5b.



4.



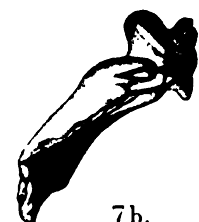
7a.



6a.



6b.



7b.



8a.



9.



10a.



10b.



8b.



11a.



11b.

Stromer gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. Wesser, Jena